SHOUT
SHARE
IT

ARC
0864

HARVARD UNIVERSITY

VE RI
TAS

LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology

ARCHIVES

DE

BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

Édouard VAN BENEDEN,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

Charles VAN BAMBEKE,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

Tome X.

GAND & LEIPZIG,
Librairie CLEMM,
H. ENGELCKE, Succr.

PARIS,
G. MASSON, éditeur,
120, Boulevard St-Germain.

Liége, impr. H. Vaillant-Carmanne, rue St-Adalbert, 8.

1890

TABLE DES MATIÈRES.

Tome X.

Recherches sur le cartilage articulaire des Oiseaux, par le Dr Omer **Van der Stricht** (pl. I et II) 1

Monadines et Chytridiacées, parasites des algues du Golfe de Naples, par C. **De Bruyne** (pl. III à V) 43

La réplique de M. Guignard à ma note relative au dédoublement des anses chromatiques, par Édouard **Van Beneden**. 105

Sur la circulation céphalique croisée, ou échange du sang carotidien entre deux animaux, par Léon **Fredericq** 127

L'anémie expérimentale comme procédé de dissociation des propriétés motrices et sensitives de la moelle épinière, par Léon **Fredericq** 131

Recherches sur le rythme respiratoire, par **Bienfait** et **Hogge**. 139

La mort par le refroidissement. Contribution à l'étude de la respiration et de la circulation, par George **Ansiaux** . . . 151

La pulsation cardio-œsophagienne chez l'homme, par le Dr Ernest **Sarolea** 187

Recherches sur la circulation et la respiration. — La pulsation du cœur chez le chien (*suite*), par Léon **Fredericq**. . . . 211

De l'endothélium de la chambre antérieure de l'œil, particulièrement de celui de la cornée, par les Drs J.-P. **Nuel** et Fern. **Cornil** (pl. VI et VII) 235

Recherches sur l'organisation de Monobrachium parasiticum Méréjk., par Jules **Wagner** (pl. VIII et IX) 273

Nouvelle contribution à la faune pélagique du Golfe de Marseille, par Paul **Gourret** (pl. X) 311

Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre, par Paul **Cerfontaine** (pl. XI à XIV). 327

Sur la conservation de l'oxyhémoglobine à l'abri des germes atmosphériques, par Léon **Fredericq** 429

Recherches physiologiques sur l'occlusion de l'aorte thoracique, par le Dr **Colson**. 431

Les Anthozoaires pélagiques recueillis par M. le professeur Hensen dans son expédition du Plankton. — I. Une Larve voisine de la Larve de Semper, par Édouard VAN BENEDEN (pl. XV). 485

Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et recherches sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides, par Vanda SZCZAWINSKA (pl. XVI et XVII) 523

Recherches sur la marche des Insectes et des Arachnides, étude expérimentale d'anatomie et de physiologie comparées, par Jean DEMOOR (pl. XVIII à XX) 567

Sur la kératinisation du poil et les altérations des follicules causées par l'épilation, par Sébastien GIOVANNINI (pl. XXI à XXIV) 609

Contribution à l'étude des Rotateurs, par Jean MASIUS (pl. XXV et XXVI). . . . . , ... 651

Recherches sur le cartilage articulaire des Oiseaux,

PAR

Le Dr Omer VAN DER STRICHT,

Assistant à l'Université de Gand.

Travail du laboratoire d'Histologie de l'Université de Gand.

(Planches I et II.)

Avant d'aborder l'étude du cartilage articulaire des oiseaux, nous tâcherons de donner un court aperçu des nombreux travaux concernant le cartilage hyalin. Un exposé historique plus ou moins complet nous paraît superflu ; des mémoires récents comblent suffisamment cette lacune. Nous nous contenterons donc de résumer en quelques mots l'état actuel de la question, en insistant surtout sur les points en discussion. Nous ferons suivre cet aperçu historique de nos recherches personnelles et des conclusions auxquelles nous aboutissons.

La plupart des controverses touchant la structure du cartilage hyalin ont porté sur les points suivants :

a) La structure fibrillaire du cartilage hyalin.
b) L'existence de prolongements cellulaires.
c) La présence de canalicules nourriciers.
d) La structure lamellaire, l'apparition de fentes, etc.

Chose curieuse, des éléments identiques ont été considérés, par des histologistes de valeur, tantôt comme prolongements cellulaires, tantôt comme canalicules nourriciers, tantôt comme fibrilles ou faisceaux fibrillaires, tantôt enfin comme productions artificielles.

Ainsi Heitzmann (1) représente les cellules cartilagineuses munies de prolongements nombreux, ramifiés, anastomosés entre eux et avec ceux des cellules voisines. Ce riche réseau protoplasmique serait, d'après cet auteur, en rapport avec un réseau analogue répandu dans tous les tissus de l'organisme. Stricker (2) admet la manière de voir de Heitzmann. Löwe (3) décrit des prolongements cellulaires semblables dans le cartilage d'embryons de mammifères.

Spina (4) a trouvé dans l'alcool un réactif précieux pour faire apparaître ces mêmes détails de structure dans le cartilage hyalin. Elsberg (5) se rallie à cette manière de voir de Spina. Ses recherches portent sur le cartilage aryténoïde humain et sont basées sur l'action de l'alcool.

Plusieurs histologistes ont tenté de vérifier ces données. Les uns ont obtenu des résultats négatifs, les autres ont vu des prolongements cellulaires. Seulement ils ne généralisent point des observations isolées. Ils n'attribuent point au cartilage hyalin en général des caractères rencontrés dans des cas exceptionnels. D'ailleurs, ils sont loin d'admettre un réseau protoplasmique aussi riche et aussi serré que celui décrit par Heitzmann. Signalons ici Remak (6), Heidenhain (7), Broder (8), Hasse (9), O. Hertwig (10), Retzius (11), Thin (12), Tizzoni (13), Prudden (14), Flesch (15), Leydig (16), Petrone (17), etc.

En faveur de l'existence d'un système canaliculaire reliant les cellules, se prononcèrent surtout : Bubnoff (18), Henocque (19), O. Hertwig (10), Budge (20), Orth (21), etc. Budge est parvenu à le dilater en le remplissant d'air. Arnold (22), Budge (20), Nykamp (23), ont eu recours à différents procédés d'injection de substances colorantes, pour faire apparaître ces mêmes canalicules et pour démontrer leur rapport avec le système sanguin général.

Avant d'aller plus loin, remarquons que plusieurs auteurs, s'occupant de l'étude des canalicules nourriciers et des prolongements cellulaires, laissent de côté l'examen de la substance fondamentale. Nykamp (23) fait exception. Se servant du chromate neutre d'ammoniaque à 5 %, il parvint à l'aide de ce réactif à faire apparaître les fibrilles de la substance fondamentale à côté des canalicules nourriciers. La plupart des autres auteurs, au contraire, décrivent des prolongements protoplasmiques ou des canalicules nourriciers en rapport avec les cellules, sans se demander quels rapports ces mêmes éléments présentent avec les fibrilles, plongées dans la substance intercellulaire. Loin de nous l'idée de critiquer les méthodes employées par des histologistes de valeur. Leurs recherches ont contribué beaucoup à l'étude de la structure du cartilage. Il n'en est pas moins vrai, cependant, que l'interprétation donnée de certains détails, rendus apparents par des réactifs aussi ingénieux qu'infaillibles, a beaucoup souffert de cette omission. En fixant à la fois les prolongements cellulaires ou les canalicules nourriciers et les fibrilles de la substance fondamentale, il est facile de comparer les deux, et il est aisé de différencier des fibrilles voisines, un prolongement cellulaire en continuité avec le protoplasma cellulaire.

La structure fibrillaire de la substance fondamentale hyaline a été démontrée par plusieurs histologistes.

Kölliker (24), après lui Nykamp (23), signalent la striation de la substance intercellulaire du cartilage des céphalopodes. Donders (25) décrit dans le cartilage costal des fibres dirigées parallèlement à la surface. Langhans (26) trouve dans le cartilage hyalin scléral de poisson des fibrilles s'entrecroisant dans différentes directions. Gegenbaur (27) constate l'existence de fibrilles disposées en réseau dans le cartilage céphalique des sélaciens. C'est surtout à Tillmanns (28) que nous devons la description de la structure fibrillaire du cartilage hyalin. Ses recherches portèrent sur le cartilage articulaire du Chien et du Lapin, traité par l'hypermanganate de K et par le chlorure de Na à 10 %. Il considère la substance fondamentale hyaline comme formée par de fines fibrilles reliées par un ciment intermédiaire, masquant à l'état frais la structure fibrillaire.

Les conclusions de Tillmanns furent adoptées par Baber (29), Genzmer (30), Reeves (31), Nykamp (23), Flesch (15), Bicfalvi (32), Vogel (33), moi (34), Spronck (35), etc.

Remarquons enfin en passant que certains histologistes signalent, au sein de la substance fondamentale fibrillaire, des fibres ou faisceaux fibrillaires spéciaux, reliant les capsules cartilagineuses. Zuckerkandl (36), étudiant le cartilage de la cloison nasale du Tapir, y trouve un réseau caractéristique sur le trajet duquel sont intercalés les éléments cellulaires. Il se demande si ce réseau est de nature fibrillaire. Nous (34) avons décrit un réseau semblable dans le cartilage hyalin de plusieurs animaux et nous nous sommes prononcé en faveur de la nature fibrillaire de ces " faisceaux intercapsulaires „. Spronck (35) a confirmé nos recherches.

En résumé, on voit que les figures décrites par Heitzmann, Löwe, Stricker, Elsberg, Spina, comme prolongements cellulaires, ont été considérées comme canalicules nourriciers par Bubnoff, Petrone, Hertwig, Budge, Nykamp, Orth, etc., comme faisceaux intercapsulaires fibrillaires par Zuckerkandl, moi et Spronck.

De plus B. Solger (37), après avoir contrôlé très soigneusement les recherches de Spina, en employant à peu près le même réactif, préconisé également par Spronck, considère les figures en question comme des phénomènes de plissement (Schrumpfungsphänomen). Dans son dernier mémoire, Solger (38) maintient cette opinion.

Vogel se servit du même réactif, pour étudier le cartilage de la Grenouille et des mammifères. Il attribua aussi une nature fibrillaire aux éléments que l'alcool rend apparents dans la substance intercellulaire. Spina (39), dans son dernier travail sur le cartilage aryténoïde du Cheval, représente les cellules de ce tissu, munies de prolongements analogues à ceux signalés dans le cartilage hyalin.

En présence de toutes ces divergences, l'étude du cartilage articulaire des oiseaux nous paraît très intéressante et particulièrement propre à élucider cette question tant controversée. Chose étonnante, ce cartilage diarthrodial, si facile à se procurer, a été très peu étudié jusqu'ici. En fait de recherches sur ce tissu chez les oiseaux, nous n'avons trouvé que des notions très succinctes et données d'une façon accessoire à propos d'études sur le tissu osseux. Nous signalerons les travaux de Renaut (40) et de L. Schöney (41). Renaut représente la coupe longitudinale du tibia d'un embryon de poulet au 20e jour d'incubation (voyez sa fig. 3). Il n'insiste pas beaucoup sur la succession des différentes couches du cartilage. Il touche cependant à deux points dignes d'attention. Tout d'abord à l'existence d'une couche tout à fait superficielle. Renaut n'en parle guère, il se contente de la reproduire dans sa figure. Cette couche se continue latéralement avec le périchondre. En second lieu, il signale la persistance, à l'intérieur de la diaphyse, d'un cône cartilagineux très volumineux, qu'il désigne sous le nom de cartilage primitif.

L. Schöney, en décrivant le cartilage diarthrodial de jeunes oiseaux, distingue quatre zones. Une première près du périchondre constituée par des corpuscules cartilagineux fusiformes, qui engendrent une seconde couche de cellules arrondies à noyau évident. Celle-ci très épaisse est traversée par des canaux médullaires vasculaires de diverses formes. Une troisième zone à corpuscules cartilagineux très petits et aplatis, succède à cette dernière. Elle est toujours colorée en jaune rougeâtre. Enfin vient le cartilage calcifié auquel fait suite directement le tissu osseux. Voilà tout ce que nous avons trouvé concernant la description du cartilage diarthrodial des oiseaux.

Objets de recherches. — Nous avons utilisé le cartilage diarthrodial d'oiseaux domestiques : le Poulet, le Canard, l'Oie, le Dindon, le Pigeon. Nous avons examiné ensuite celui de la Perdrix, de la Bécassine *Gallinago media* (Gray)) et d'un palmipède : le *Fuligula marila.* Tous fournissent des résultats identiques. Le cartilage embryonnaire n'a pas été négligé. Les os d'un Poulet et d'un Dindon nouveau-nés ont été fixés pendant 24 heures dans un mélange à parties égales d'eau et de liqueur de Flemming, puis lavés dans l'eau distillée. Le cartilage de tous les autres oiseaux, que nous venons de citer, a été examiné à l'état frais, sans addition de réactifs fixateurs, dans des liquides neutres tels qu'une solution d'iode, du sérum, du sérum iodé, etc. Des fragments des mêmes individus ont été portés dans la liqueur de Flemming pure ou mêlée d'eau à parties égales, dans l'alcool, etc. Les diverses préparations ont été colorées par l'iode, le picrocarmin, la fuchsine, la safranine, l'éosine, l'hématoxyline, le vert de méthyle, etc.

Cartilage articulaire adulte.

En comparant le cartilage diarthrodial des oiseaux à celui des mammifères ou autres vertébrés, on s'aperçoit rapidement qu'il doit exister une différence notable entre les deux. Déjà à l'œil nu, on remarque, à la surface des épiphyses recouvertes d'une couche cartilagineuse relativement mince, des détails macroscopiques, des différenciations à l'intérieur de la substance hyaline. Ainsi sur l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'un canard adulte, au niveau de la partie antérieure de la surface articulaire, on constate même à l'état frais, un fin strié nacré, à direction transversale, reliant les parties latérales des surfaces articulaires. Les différents liquides fixateurs rendent ce strié encore plus apparent. Ceci est surtout vrai pour l'alcool. L'épiphyse traitée pendant quelque temps par ce réactif, présente à certains endroits des lignes alternativement claires et nacrées. Ces particularités se remarquent encore au niveau de l'attache des ligaments intra-articulaires : à la surface de la tête fémorale, dans l'espace intercondylien de l'épiphyse inférieure du fémur, etc... Cet aspect strié présuppose évidemment une structure histologique non homogène, conforme à ces données macroscopiques. Ranvier (42) et plusieurs autres auteurs insistent sur la texture fibrillaire du cartilage au niveau du point d'implantation des tendons, des ligaments et du périchondre. Seulement jusqu'ici on n'a constaté que des particularités microscopiques, et encore sur une étendue excessivement restreinte (comparez la figure 126 de Ranvier).

Chez les oiseaux, il en est autrement. Comme ces quelques détails macroscopiques le font prévoir, on doit s'attendre à trouver à ces endroits des détails de structure beaucoup plus intéressants qu'au niveau de l'implantation des ligaments et du périchondre chez les autres vertébrés. D'ailleurs cette striation, visible à l'œil nu, existe chez les oiseaux en dehors du voisinage des insertions tendineuses ou ligamenteuses. Nous nous abstiendrons cependant de donner des indications précises, car il nous semble que cela varie beaucoup d'un individu à l'autre et avec l'âge des oiseaux.

Quoi qu'il en soit, examinons au microscope ce cartilage diarthrodial. A cet effet, il suffit de faire à l'aide d'un rasoir des coupes très minces. On peut les pratiquer dans un os tout frais, non fixé et examiner les coupes dans des liquides indifférents. Ceux-ci montrent la structure du cartilage avec la même netteté que tous les autres réactifs employés dans nos recherches. Il ne faut donc aucun liquide additionnel pour fixer les éléments constituants de ce tissu. Seulement pour en faire une étude plus parfaite, pour avoir toujours à sa disposition des matériaux convenables, en bon état de conservation, il est indispensable de fixer de petits fragments d'épiphyses, soit par une solution d'acide osmique à 1 %, soit par la liqueur de Flemming, soit par une solution d'acide chromique à $^1/_2$ % — 1 %, soit par l'alcool à 90°. Après l'action des liquides fixateurs on lave à l'eau distillée et on conserve dans l'alcool. L'action durcissante de l'alcool a le grand avantage de permettre de faire des coupes suffisamment minces. En effet, à l'état frais, les couches superficielles du cartilage diarthrodial sont de nature à ne pas se laisser diviser en coupes très minces ; elles n'ont pas la consistance ferme du cartilage hyalin ordinaire. Elles sont plus flasques, un peu molles, elles se dépriment sous la pression du tranchant du rasoir. Sans doute, là où ces couches superficielles n'atteignent qu'une faible épaisseur, on parvient à les diviser en tranches suffisament minces, parce qu'elles recouvrent un tissu essentiellement dur et résistant. Mais là où cette épaisseur est plus grande on atteint ce but plus difficilement. Dans tous les cas, l'action durcissante de l'alcool, soit directe, soit après fixation par d'autres réactifs, facilite beaucoup les préparations microscopiques.

Sur des coupes faites dans les conditions précitées, on distingue deux éléments différents : Les cellules et la substance intercellulaire. Nous commencerons par l'étude des cellules.

A. — *Cellules cartilagineuses.*

Les cellules varient beaucoup d'aspect. Etudiées sous le rapport des caractères propres aux éléments cellulaires hyalins, on peut dire en général qu'elles possèdent une capsule. Leur protoplasma présente une structure granuleuse manifeste. Il est riche en granulations graisseuses se colorant en noir sous l'influence de l'acide osmique. L'action de l'eau produit un retrait du corps protoplasmique. Le noyau volumineux, plus ou moins arrondi ou ovalaire, possède une structure réticulée. La substance chromatique montre des épaississements nombreux. L'iode colore les cellules d'une façon intense. Leur volume égale à peu près celui des cellules du cartilage articulaire des mammifères. Le contour et la limite des capsules cartilagineuses sont nets, réguliers et on n'y constate absolument pas de prolongements protoplasmiques. Pas la moindre trace de canalicules, à parois propres, reliant deux capsules voisines.

La forme varie beaucoup. A la surface du cartilage, les éléments sont plus ou moins lenticulaires, à grand axe parallèle à la surface. Plus profondément ils deviennent plus sphériques, ou du moins leur diamètre vertical parallèle à l'axe de l'os augmente sensiblement. On peut donc distinguer chez les oiseaux, comme chez les mammifères, une couche superficielle à capsules lenticulaires, et une couche plus profonde à capsules sphériques. Mais disons-le de suite, cette disposition est loin d'être la règle. A des endroits divers, on trouve toute espèce de cellules, dont la forme varie d'après leur arrangement et leur distribution. D'ailleurs d'autres caractères sont également sujets à varier. Ainsi à la surface du cartilage, à aspect tendineux, de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'une Oie adulte, on rencontre des éléments cellulaires dépourvus de capsule, à corps protoplasmique à peu près homogène, peu coloré (voyez fig. 1). Le noyau présente un aspect uniformément chromatique. Le contour cellulaire est elliptique. A un examen superficiel, ces éléments ressemblent assez bien à de jeunes corpuscules rouges, non chargés d'hémoglobine, mais d'un volume considérable. Dans leur protoplasma on trouve quelques granulations graisseuses, devenant noirâtres sous l'influence de l'acide osmique. Ces cellules nous semblent établir des stades de transition entre les corpuscules hyalins typiques et ceux dont nous parlerons plus loin (voyez fig. 2).

Comme nous venons de le dire, la forme et l'aspect des cellules varient beaucoup d'après leur disposition et leur agencement. Voici ce que nous apprend l'étude du cartilage diarthrodial. D'une manière générale on peut dire que les cellules ont une tendance à se grouper en séries linéaires. Plusieurs coupes donnent des images identiques, à peu près, à celles fournies par une préparation des tendons d'une queue de Souris ou de Rat (voyez fig. 2). Toutes les cellules y sont distribuées en séries linéaires, serrées les unes contre les autres, adoptant la forme que la pression réciproque leur communique. Ici comme dans la queue de Souris, les rangées cellulaires sont parallèles les unes aux autres. Seulement ceci n'est vrai que lorsque la section entame un seul plan cellulaire. Si la préparation est plus épaisse, en changeant la distance focale, on peut distinguer plusieurs plans cellulaires. Toutes les rangées d'un même plan sont parallèles entre elles, mais les colonnes d'un plan voisin s'entrecroisent avec celles du premier, de façon à former un angle variant depuis l'angle aigu le plus petit, jusqu'à l'angle droit. Sous le rapport de l'entrecroisement des éléments constituants, cette structure du cartilage articulaire des oiseaux ressemblerait davantage à celle décrite par Ranvier (42) dans l'aponévrose d'enveloppe de la cuisse d'une grenouille (comparez la figure 123 de Ranvier, page 359).

Les fibres s'y entrecroisent à angle droit (voyez nos fig. 3 et 4).

Si on examine de plus près ces colonnes cellulaires, en fixant l'attention sur chaque corpuscule en particulier, on remarque plusieurs particularités intéressantes. Tout d'abord leur noyau arrondi ou ovalaire est uniformément chromatique (voyez fig. 2). Ses limites sont nettement accentuées. Sa situation est souvent excentrique ; il est reporté quelquefois vers la périphérie de la colonne cellulaire, plus souvent du côté de la cellule voisine. Le protoplasma plus ou moins homogène ou finement granuleux se colore faiblement. Souvent il est chargé de granulations graisseuses. Quant à l'existence d'une capsule, on est fréquemment embarrassé de se prononcer. La cellule présente une limite nette, une membrane à double contour, plus dense et plus résistante que le protoplasma lui-même. Celui-ci se rétracte peu sous l'influence des divers réactifs fixateurs. Il reste en contact immédiat avec la surface interne de la couche limitante. Du côté extérieur, la délimitation de la membrane à double contour également nette, ne se confond absolument pas avec la substance fondamentale. Là où la cellule est libre, dégagée complètement de la matière intercellulaire, elle reste munie de cette couche limitante périphérique. Celle-ci semble donc faire corps avec la cellule. Nous sommes par conséquent porté à la considérer comme étant une véritable membrane et non une capsule cartilagineuse. Ce serait toutefois une erreur de croire que cette capsule manque toujours. Cela est vrai pour le cartilage à aspect tendineux. Le plus souvent la capsule existe, même là où l'arrangement des corpuscules en séries linéaires est idéal. En effet, la rétraction protoplasmique, la présence entre le protoplasma et la capsule d'un espace clair correspondant au vide laissé par le retrait, l'adhérence intime entre la couche limite et la substance fondamentale environnante, enfin la persistance de la capsule au sein de cette matière après la chute du corps protoplasmique, par suite de manipulations diverses, sont autant de preuves de l'existence d'une couche limitante faisant plus ou moins corps avec la substance intercellulaire, c'est-à-dire d'une capsule véritable.

Cette interprétation difficile ne doit étonner personne. Il suffit de quelques préparations microscopiques d'un cartilage diarthrodial d'oiseau adulte pour se convaincre des aspects variés que présente ce tissu. Le point essentiel pour nous c'est la constatation de ces éléments différents au sein de ce cartilage, c'est-à-dire la présence de cellules hyalines typiques, à côté de cellules ressemblant beaucoup à celles du tissu conjonctif tendineux. Entre ces deux variétés on rencontre d'ailleurs toutes les formes intermédiaires. Cependant les éléments cellulaires du cartilage articulaire qui ont le plus de ressemblance avec ceux du tissu tendineux, s'en éloignent par des caractères importants. Ainsi ils ne possèdent jamais les expansions membraneuses en forme d'ailes ou les prolongements latéraux décrits par Ranvier (43). Ils ne montrent jamais de crête d'empreinte, particularité désignée par Boll (44) sous le nom de strie élastique. Au point de vue de leur forme, les cellules ne sont pas aussi aplaties que celles du tissu tendineux. Plusieurs sont lenticulaires, d'autres s'aplatissent davantage et présentent un diamètre beaucoup plus court que les deux autres. Dans ce cas, les deux grands diamètres sont plus ou moins parallèles à la surface articulaire. Le plus court est plutôt parallèle à l'axe de l'épiphyse. En d'autres termes, si les cellules tendent à s'aplatir, l'aplatissement se fait d'ordinaire parallèlement à la surface articulaire. Aussi les coupes horizontales qui lui sont parallèles, montrent les cellules à plat ou de face, et les coupes verticales montrent les cellules de profil ou en section transversale. Le noyau se présente alors sous forme de strie allongée, entourée par un corps protoplasmique très peu abondant. Toutefois les exceptions à cette règle sont nombreuses. Dans les deux espèces de préparations on rencontre toujours des corpuscules qui se présentent de face et des corpuscules qui se présentent de profil (voyez fig. 2 et 3).

Enfin un dernier caractère propre à toutes ces cellules, est leur richesse en granulations graisseuses, devenant noirâtres par l'action de l'acide osmique. Tantôt ces granulations remplissent tout le corps protoplasmique ; d'autres fois, on en trouve seulement quelques-unes éparpillées vers la périphérie, ou dans le voisinage du noyau, ou disposées d'une façon irrégulière. Cette tendance que présentent ces éléments cellulaires de se charger de graisse, offre une grande importance au point de vue de leur nature. Ranvier insiste sur ce caractère des cellules cartilagineuses. Dans le cartilage diarthrodial des oiseaux toutes les cellules indistinctement possèdent cette propriété, même celles dont l'aspect se rapproche le moins de celui des cellules cartilagineuses typiques.

En résumé, l'étude des éléments cellulaires du cartilage articulaire des oiseaux nous apprend que la plupart de ces éléments présentent les caractères d'une cellule hyaline typique et que d'autres se rapprochent beaucoup des corpuscules conjonctifs du tissu tendineux. Ce dernier rapprochement se manifeste :

1° Par leur distribution en rangées cellulaires.

2° Par leur forme plus ou moins irrégulière, résultant de leur pression réciproque.

3° Par la structure et la situation du noyau.

4° Le protoplasma, d'ailleurs lui-même à aspect plus clair, moins granuleux, fixant peu l'iode et les matières colorantes, ressemble plus ou moins à celui des corpuscules tendineux.

5° Enfin quelquefois la capsule hyaline semble faire défaut.

D'un autre côté, l'absence d'expansions membraneuses et de crêtes d'empreinte, la propriété du corps protoplasmique de se charger de granulations graisseuses, distinguent les cellules hyalines les moins typiques des corpuscules tendineux.

Enfin les cellules cartilagineuses présentent des contours nets. On n'y observe pas de trace de prolongements cellulaires ou de canalicules nourriciers.

Quand on se borne à étudier superficiellement les cellules sous le rapport des prolongements, là surtout où ce cartilage recouvre en couche très mince la surface épiphysaire, par exemple au niveau des épiphyses des phalanges des oiseaux adultes, on s'expose beaucoup à donner dans des erreurs que nous tenons à prévenir. Après avoir fait dans ce cartilage quelques sections parallèles à la surface, on tombe rapidement dans la couche calcifiée. Chez les oiseaux, il existe une grande tendance aux dépôts calcaires; un grand nombre de tissus possèdent cette propriété à un haut degré. Le tissu tendineux en offre un exemple frappant. Le cartilage articulaire aussi s'infiltre rapidement de sels calcaires. C'est au niveau de cette couche calcifiée que des erreurs se commettent facilement. Des préparations faites, soit à l'état frais, sois après fixation de fragments épiphysaires par des liquides préconisés, donnent des résultats identiques, à la condition qu'on ne décalcifie point par des solutions acides. Il n'est pas difficile de faire des coupes suffisamment minces de la couche calcifiée. Les préparations de la zone où le dépôt calcaire commence sont les plus instructives. Même sans addition de matières colorantes, on distingue nettement les parties infiltrées de sels calcaires. Ceux-ci ne se déposent pas d'une façon diffuse dans toutes les parties constituantes du cartilage. Ils respectent certains endroits et affectent une préférence pour d'autres, c'est-à-dire pour le voisinage des cellules. Là on voit apparaître des zones plus ou moins étendues, circonscrivant les capsules. L'épaisseur de ces zones atteint à peu près la moitié de la distance entre deux cellules voisines. Elles se reconnaissent facilement à leur aspect brillant, à leur réfringence spéciale. La substance fondamentale non infiltrée conserve plus ou moins sa teinte normale. Examinée de plus près à un fort grossissement, la couche brillante ne se montre pas continue; elle est interrompue et parcourue par des lignes nombreuses, s'irradiant autour de la cellule pour aller rejoindre l'espace situé entre les parties infiltrées. Cet espace est plus ou moins large, les lignes sont beaucoup plus étroites. Quand on met ces dernières exactement au point, elles présentent un aspect hyalin, clair comme la substance fondamentale normale. Mais du moment qu'on élève ou qu'on abaisse l'objectif, elles prennent un aspect tout particulier. On dirait alors des stries foncées, opaques presque noires, tranchant sur les parties brillantes voisines. Nous avons tâché de rendre dans la fig. 5 ce qu'on observe en éloignant l'objectif.

Comme on le voit, toute la substance fondamentale est parcourue par un réseau à mailles serrées et nombreuses. Il est d'ailleurs sujet à varier. Les mailles sont quelquefois larges, les ramifications moins nombreuses ; d'autres fois les trabécules se multiplient et se rapprochent davantage. Remarquons aussi l'inégalité des parties constituantes de ce réseau ; les stries s'irradiant autour des cellules sont très fines. Comme nous l'avons dit tantôt, les travées situées entre deux territoires voisins sont plus épaisses. On y distingue donc des travées principales formant un réseau continu à travers toute la substance fondamentale et dans les mailles duquel sont comprises les cellules entourées de leur territoire respectif. Ce dernier est subdivisé par des trabécules secondaires réunissant la capsule cellulaire aux travées principales.

L'interprétation de ces faits, qu'on observe sans peine, n'est certes pas des plus faciles. Au premier abord les lignes foncées (*b*) affectant des rapports si intimes avec les cellules cartilagineuses, en imposent pour des prolongements protoplasmiques. C'était là notre première impression, toute naturelle d'ailleurs. Après avoir cherché vainement le riche réseau protoplasmique décrit par Heitzmann, à l'aide des réactifs préconisés, dans le cartilage articulaire des mammifères, nous éprouvions une véritable satisfaction de le trouver si facilement dans celui des oiseaux. Heureusement notre première idée fut de rendre ces ramifications encore plus évidentes en dissolvant les sels calcaires déposés dans les mailles du réticulum. A cet effet, nous laissions pénétrer sous la lamelle couvrante une solution d'acide nitrique à 5 °/o. Or sous l'influence du réactif, le réseau en question disparaît comme par enchantement et il reste un cartilage hyalin typique, c'est-à-dire des cellules dépourvues de tout prolongement à limites nettes et régulières, au milieu d'une substance fondamentale parfaitement homogène. Nous devons donc conclure à l'absence de tout prolongement cellulaire à cet endroit du cartilage articulaire.

Une seconde interprétation erronée reste encore possible. Ces lignes opaques et foncées, qui disparaissent si rapidement par l'acide nitrique, ne sont-elles pas elles-mêmes formées par des sels calcaires ? Cette hypothèse est inadmissible. L'aspect brillant même des parties, siège de dépôts calcaires, est tout à fait caractéristique et propre à des infiltrations de cette espèce seulement. Il suffit d'ailleurs de recourir à quelques matières colorantes pour avoir tous ses apaisements. Si les lignes foncées (*b*) ne sont pas modifiées au point de vue chimique, si elles sont de même nature que la substance fondamentale hyaline, elles doivent se colorer de la même manière. Sous ce rapport, la fuchsine et la safranine donnent des préparations démonstratives. La substance intercellulaire fixe ces matières d'une façon intense. Il en est de même des trabécules principaux et secondaires en question (voyez fig. 6). Ils se colorent de la même manière que le cartilage non calcifié. Donc ces réseaux ne sont constitués ni par des prolongements cellulaires, ni par des dépôts calcaires, mais par de la substance fondamentale non modifiée.

Heitzmann a décrit dans le cartilage hyalin un réseau semblable, rendu apparent sous l'influence du chlorure d'or et du nitrate d'argent. Pour lui, ce réseau correspond aux ramifications protoplasmiques. Ces dernières seraient visibles sans le concours de réactif dans le cartilage calcifié à l'état frais. D'autres histologistes ont discuté l'interprétation donnée par Heitzmann du réseau obtenu grâce aux réactifs préconisés. Quant à celui signalé dans le cartilage calcifié, nous venons de démontrer qu'on ne peut nullement lui attribuer la valeur de prolongements cellulaires. Un examen attentif *prouve que ce réseau est constitué par de la substance fondamentale non imprégnée de sels calcaires.*

B. — *Substance fondamentale intercellulaire.*

Après avoir étudié les cellules cartilagineuses, nous abordons la question la plus importante, celle de la substance fondamentale intercellulaire. Des coupes verticales, c'est-à-dire perpendiculaires à la surface du cartilage diarthrodial, examinées au microscope dans le sérum sanguin ou dans des liquides neutres, montrent trois couches nettement distinctes. Une première superficielle, à substance fondamentale fibrillaire ; une seconde à substance intercellulaire homogène, sans structure apparente, et une troisième, siège de dépôts calcaires, la zone calcifiée. Nous ne nous occuperons que de la couche superficielle.

Couche superficielle à substance fondamentale fibrillaire. — Ainsi qu'on l'a vu plus haut, dans le court aperçu historique, nous n'avons pu trouver la moindre description relatant l'existence d'une zone semblable. On ne trouve guère de mémoire, parmi les travaux récents, traitant du cartilage articulaire des oiseaux adultes. Les traités anciens n'en disent pas davantage. Leydig (45) dans son cours d'*Histologie comparée*, figure " la coupe à travers le cartilage articulaire du genou du Coq de bruyère „. Il ne parle pas de la structure de la matière intercellulaire ; il insiste seulement sur l'existence, dans ce tissu, de canaux vasculaires (voyez p. 180, fig. 88).

Or rien n'est plus facile que de constater l'existence d'une couche fibrillaire dans le cartilage diarthrodial. Celui-ci examiné à l'état frais dans des liquides indifférents, ou bien fixé préalablement par des réactifs préconisés et durci ensuite par l'alcool, donne toujours des préparations très démonstratives. En général, il est préférable de s'adresser à des individus adultes, âgés au moins de quelques mois. En effet, chez des sujets jeunes, la couche fibrillaire est relativement mince ; elle existe toujours, mais la zone homogène l'emporte de beaucoup en diamètre. A mesure que l'oiseau avance en âge, elle gagne en épaisseur, se développe davantage et finalement peut acquérir la même épaisseur que la couche située immédiatement en dessous d'elle. Pour l'étudier convenablement, il est donc préférable de choisir des oiseaux d'un certain âge. Chez ceux-ci on rencontre des articulations où le cartilage présente une structure fibrillaire dans toute son étendue. La couche calcifiée même montre quelquefois cette texture.

Des coupes horizontales très minces, parallèles à la surface du milieu de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du fémur ou du tibiotarse, présentent une grande ressemblance avec des préparations d'un tendon de la queue de Souris ou de Rat. La substance intercellulaire y est manifestement fibrillaire. Les fibrilles exactement parallèles les unes aux autres, sont parallèles aux rangées cellulaires qu'elles séparent. Tous les éléments présentent à peu près la même direction, et celle-ci est également parallèle à la surface articulaire, car sur des coupes horizontales, on obtient rarement la section transversale de fibres. Enfin ces dernières semblent unir les parties latérales de l'épiphyse ; en effet, à part quelques-unes toutes superficielles, à direction antéro-postérieure, la plupart courent dans le sèns frontal. Aussi sur des coupes parallèles au sens sagittal, verticales, presque tous les éléments fibrillaires sont entamés transversalement, exception faite pour quelques faisceaux superficiels, visibles dans le sens de la longueur.

Toutes les fibres n'ont cependant pas la même direction. Nous avons vu que les colonnes cellulaires d'un même plan sont parallèles entre elles, mais s'entrecroisent avec celles d'un plan sous-jacent. Il en est de même pour les fibres. Celles-ci forment plusieurs plans, plusieurs lamelles, et quand la coupe atteint une certaine épaisseur, on voit les éléments de deux, trois, quatre lamelles différentes, s'entrecroiser dans divers sens, sous des angles variant depuis l'angle aigu le plus petit jusqu'à l'angle droit. Sous ce rapport, l'agencement des parties constituantes de ce cartilage est tout à fait spécial. Aucun tissu ne présente une texture pareille. Le tissu tendineux s'en rapproche, mais dans aucun organe il ne montre, dans la distribution de ses éléments, un entrecroisement ou un entrelacement semblable. La fig. 7 montre la section verticale, parallèle à l'axe, faite au milieu de l'épiphyse inférieure du tibiotarse de poulet dans le sens sagittal. La plus grande partie du cartilage à ce niveau est constituée par des faisceaux frontaux, coupés ici transversalement. La figure 8 montre le même cartilage sectionné dans le sens frontal. En dehors des faisceaux parallèles à la surface, on en voit quelques-uns situés dans les interstices laissés par ces derniers et coupés transversalement.

La figure 7 donne en plus un réseau manifeste, constitué par des faisceaux fibrillaires plus ou moins épais à direction irrégulière et prenant leur origine à la surface articulaire. A ce niveau, ils forment une mince couche de fibres parallèles à la surface, à direction sagittale. Ils pénètrent ensuite plus profondément, se ramifient, s'anastomosent et forment un réticulum dans les mailles duquel sont situés les faisceaux frontaux ; ils se perdent finalement dans la couche à substance fondamentale homogène.

La direction générale des fibres est à peu près la même dans les condyles de l'épiphyse inférieure du fémur et du tibiotarse. Les sections verticales sagittales montrent un grand nombre de faisceaux coupés transversalement ; superficiellement il existe encore une mince couche de fibres sagittales. Les faisceaux verticaux, plus ou moins perpendiculaires à la surface, sont encore plus nombreux et leurs ramifications sont très abondantes. Les coupes faites parallèlement à la surface articulaire, les plus superficielles surtout, présentent un aspect tout différent. Au lieu de former des lamelles à faisceaux plus ou moins parallèles, les fibres se groupent en travées de largeur variable, s'entrecroisant et s'entrelaçant dans tous les sens. Les figures 9 et 10 montrent combien la distribution de ces éléments est sujette à varier. Tantôt ils forment un réticulum, dont les mailles renferment les cellules, tantôt celles-ci se trouvent sur le parcours des trabécules, ou bien au niveau de l'entrecroisement des travées. Nous reviendrons plus loin sur ces particularités. Ajoutons seulement que ces données concernant la direction des fibres, ne sont pas toujours rigoureuses, elles ont seulement une valeur générale. De plus, le nombre des faisceaux verticaux parallèles à l'axe de l'os, peut être considérable, leurs anastomoses peuvent se multiplier. Dans ce cas, l'aspect des sections frontales et sagittales varie avec le nombre, la grandeur des faisceaux verticaux et de leurs ramifications anastomotiques.

Ces résultats concordent à peu près avec les conclusions auxquelles est arrivé Spronck dans son étude sur la direction des fibres dans le cartilage diarthrodial de la Grenouille. Il distingue une couche superficielle et une couche profonde plus tard calcifiée où les faisceaux fibrillaires sont plus ou moins perpendiculaires à la surface libre. Dans la zone intermédiaire, correspondant à la partie la plus épaisse du cartilage, les fibres sont en général parallèles à la surface articulaire incurvée. Dans le cartilage diarthrodial des oiseaux, la couche superficielle à fibres perpendiculaires à la surface n'existe pas. Elle est remplacée par des fibres sagittales parallèles à la surface. On rencontre ensuite la zone à fibres frontales également parallèles à la surface; elle est très épaisse et correspond à la couche intermédiaire de Spronck. Les faisceaux fibrillaires y unissent les parties latérales du périchondre épiphysaire. Enfin la troisième zone de Spronck à fibres perpendiculaires, s'observe rarement à l'état frais chez les oiseaux. La couche à substance fondamentale homogène lui correspond très probablement. En effet, les faisceaux verticaux de la couche intermédiaire viennent se perdre dans la substance intercellulaire et présentent, à ce niveau, une direction franchement perpendiculaire à la surface.

Voilà tout ce que nous pouvons dire concernant la direction prédominante des fibres et des faisceaux fibrillaires. Insistons encore cependant sur la fréquence des exceptions. A certains endroits l'arrangement des faisceaux est des plus complexes. C'est surtout le voisinage de l'insertion des ligaments intra-articulaires qui modifie leur distribution. Souvent aussi les faisceaux sagittaux de la couche superficielle deviennent compactes et nombreux, de façon que cette dernière présente l'épaisseur de la zone moyenne. D'autres fois celle-ci est très riche en faisceaux verticaux. Ces derniers l'emportent quelquefois sur les éléments horizontaux parallèles à la surface libre.

Après cet examen de la direction générale des éléments fibrillaires, disons quelques mots de leur distribution et de leur arrangement intime. Très souvent les *fibrilles sont réunies en faisceaux*. Le diamètre de ceux-ci varie depuis l'épaisseur d'une grosse fibre jusqu'à celle des faisceaux les plus volumineux. Leur structure est manifestement fibrillaire. Les fibrilles y courent plus ou moins parallèlement à l'axe, d'autres s'entrecroisent, s'entrelacent et décrivent des flexuosités. Souvent elles quittent le faisceau primitif et vont s'adjoindre à celles d'un faisceau voisin, en figurant des anastomoses quelquefois multiples entre deux faisceaux. Les faisceaux sont donc constitués par une agglomération de fibrilles, séparées par une substance interfibrillaire moins dense, moins compacte, ayant moins d'affinité pour les matières colorantes que la substance fibrillaire. Elle semble être de même nature que la matière interfasciculaire. Cette dernière est d'ailleurs souvent parcourue par des fibrilles isolées, non réunies en faisceau.

Quant aux rapports des faisceaux entre eux : sur une coupe très mince, ils sont plus ou moins parallèles les uns aux autres, quelquefois réunis par des anastomoses. Si la préparation est plus épaisse, on parvient à énumérer deux, trois, quatre *plans ou lamelles fasciculaires*; les divers faisceaux d'un même plan sont parallèles les uns aux autres, mais ils s'entrecroisent avec ceux d'un plan voisin. Ils se comportent par conséquent comme les rangées cellulaires qu'ils séparent. Souvent même, il existe un entrelacement entre les faisceaux de deux lamelles adjacentes.

Ce serait une erreur de croire que les fibrilles se réunissent toujours en faisceaux. Très souvent la substance intercellulaire présente un aspect fibrillaire tout à fait régulier, l'espace interfibrillaire est à peu près partout de même largeur. Ici encore les fibrilles sont plus ou moins parallèles les unes aux autres; quelquefois cependant elles se superposent, s'entrecroisent et même s'entrelacent. Elles forment ordinairement des espèces de plans ou *lamelles fibrillaires*, et les fibrilles de deux plans voisins s'entrecroisent sous des angles divers (voyez fig. 3). Parfois les fibrilles d'un même plan, tout en étant parallèles les unes aux autres, décrivent des flexuosités, des ondulations comme en montre la fig. 11.

Enfin en dehors de la disposition en plans ou lamelles fasciculaires, c'est-à-dire constituées par la réunion de faisceaux, en dehors de la disposition en plans ou lamelles fibrillaires, il existe la *disposition réticulaire ou trabéculaire*, consistant en des amas de fibrilles ou de faisceaux fibrillaires, s'entrecroisant dans tous les sens, de façon à former un réticulum (fig. 9, 10).

Tillmanns (46) décrit des dispositions semblables dans le cartilage hyalin traité par la trypsine. Il signale trois types différents : un premier où les fibrilles forment des lamelles; un second où les fibrilles de deux lamelles voisines s'entrecroisent; un troisième où elles forment un feutrage, une espèce de réseau. Chez les oiseaux, on rencontre donc en plus la disposition fasciculaire.

Quant à la question de savoir si les fibrilles sont ramifiées, nous ne pouvons nous prononcer d'une façon catégorique. Il faudrait avoir recours à des réactifs spéciaux, propres à dissoudre tout le ciment interfibrillaire. Or pour donner plus de valeur à nos recherches, nous avons exclu ce genre d'examen. Des préparations de cartilage frais, dissocié, montrent souvent des faisceaux à structure fibrillaire manifeste de l'extrémité desquels naissent un grand nombre de petites fibrilles (voyez fig. 12). Ceci ne constitue certainement pas une ramification. Ce sont autant de fibrilles réunies d'abord en faisceau par un ciment interfibrillaire suffisamment compacte et se dissociant plus loin en autant de parties isolées. D'autres faisceaux beaucoup plus minces, ayant le diamètre d'une fibre épaisse, mais à l'intérieur de laquelle on constate encore, à l'aide d'un fort grossissement, une striation longitudinale, se terminent aussi par un certain nombre de fibrilles libres. Dans ce cas non plus, il ne s'agit d'une ramification véritable. Mais on constate l'existence de fibres dans lesquelles, à l'aide des grossissements les plus considérables, on ne parvient pas à reconnaître l'existence d'une striation et dont une extrémité se termine néanmoins par deux ou trois fibrilles, plus minces et plus fines que la fibre dont elles naissent. Ici l'on peut se demander si l'on se trouve réellement en présence de ramifications. Tillmanns répond affirmativement pour ce qui concerne le cartilage hyalin des mammifères (Chien et Mouton) (voyez ses fig. 6 et 7). D'après Spronck, les fibrilles seraient, au contraire, “ unverzweigt „. Nous n'admettons pas que chez les oiseaux les fibrilles se divisent comme des fibres élastiques, c'est-à-dire qu'une fibrille se partage en deux parties de même grandeur à peu près. S'il y a division, les éléments qui en résultent sont toujours plus petits que l'élément générateur. Dès lors, on peut se demander si le ciment interfibrillaire ne masque pas la striation de la fibre génératrice et si celle-ci n'est pas en réalité constituée par deux, trois fibrilles. On peut se demander encore si les grossissements dont on dispose sont suffisants pour démontrer la striation d'éléments déjà excessivement ténus.

Une étude de la plus haute importance est celle des rapports qui existent entre les fibrilles et les cellules cartilagineuses. L'intérêt de cette question ressort de ce qui a été dit dans notre aperçu historique. Plusieurs histologistes ont signalé des rapports intimes entre des parties constituantes de la substance fondamentale et les cellules. Des images présentant plus ou moins de ressemblance ont été observées et interprétées de la manière la plus diverse. Ce sont tantôt des prolongements cellulaires, tantôt des canalicules nourriciers, tantôt des faisceaux intercapsulaires fibrillaires. Enfin Solger les considère comme des productions artificielles.

Que nous apprend à ce sujet, examiné à l'état frais dans des liquides indifférents, le cartilage articulaire des oiseaux? Nous distinguerons trois cas d'après les trois types d'arrangements fibrillaires. Dans les lamelles fasciculaires, les cellules sont alignées en séries parallèles, séparées par des fibres et des faisceaux fibrillaires. S'il est vrai que l'on rencontre parfois des faisceaux obliques, s'entrecroisant avec les colonnes cellulaires, il ne viendra jamais à l'idée de quelqu'un d'attribuer à ces faisceaux, plus ou moins en rapport avec les cellules, une nature autre qu'aux éléments situés entre les colonnes.

Leur aspect est tout à fait le même, et de plus très souvent on s'aperçoit que ce sont des faisceaux plus ou moins déviés, primitivement réunis aux autres. Là où deux ou plusieurs lamelles fasciculaires sont superposées, les choses se compliquent un peu. Seulement en mettant exactement au point, on parvient à discerner ce qui appartient à chaque plan et l'erreur est encore impossible. Des travées fibrillaires unissent souvent, il est vrai, des lamelles plus ou moins éloignées et affectent dans leur parcours des rapports avec les cellules. Toutefois après un examen minutieux, la valeur réelle de ces éléments est évidente.

Les mêmes considérations s'appliquent aux lamelles fibrillaires.

Enfin c'est au niveau de la disposition réticulaire des travées fibrillaires, qu'on rencontre les images les plus variées et en même temps les plus analogues à celles si diversement interprétées. Souvent les cellules sont situées dans les mailles du réticulum. Dans ce cas, les images sont les moins intéressantes. D'autres fois les cellules se trouvent sur le trajet des travées fibrillaires, passant au-dessus ou au-dessous d'elles, ou bien plus ou moins à côté d'elles (voyez fig. 13). Quelquefois les travées s'attachent en partie aux capsules hyalines. En un mot, ces images se rapprochent beaucoup de celles figurées par Bubnoff, Budge, Nykamp, Orth, Fürbringer, Flesch, Spina, etc. et, dans ces derniers temps, par Spina, Zuckerkandl, B. Solger, moi, Spronck. Là où l'entrecroisement des fibres devient encore plus complexe, où à côté de travées fibrillaires, interviennent un grand nombre d'autres fibrilles pour former une espèce de feutrage, on obtient facilement des figures ressemblant à celles de Heitzmann, Hasse, Stricker, Spina, etc. Quant à ces figures aussi variées que multiples, aucune erreur d'interprétation n'est possible. A l'état frais, sans addition de réactif fixateur ou de matière colorante, la nature fibrillaire de tous ces éléments est à peu près aussi manifeste que dans un tissu conjonctif quelconque. Vouloir attribuer à ces éléments fibrillaires la valeur de prolongements cellulaires, serait aussi illogique que d'attribuer à ces mêmes parties constituantes du tissu tendineux la signification de ramifications cellulaires, par exemple. Quant à l'existence de canalicules nourriciers dans le sens de Budge, aucun détail de structure ne nous permet de soupçonner ici leur présence. Tout ce que nous avons dit jusqu'à présent tend à prouver une nature identique de tous ces éléments fibrillaires. Nous pouvons donc considérer toutes ces figures, si controversées, comme étant l'expression d'une structure propre de la substance fondamentale intercellulaire. Zuckerkandl (36) a soupçonné le premier leur nature fibrillaire en 1885 dans le cartilage de la cloison nasale de Tapir. La même année, nous (47) démontrions cette manière de voir pour le cartilage hyalin des Céphalopodes, des Sélaciens et pour le cartilage articulaire de Veau et de Grenouille. Nous avons désigné ces éléments sous le nom de *faisceaux intercapsulaires*. En 1887, Spronck (35) a confirmé ces résultats pour le cartilage de la tête fémorale de Grenouille (*Rana esculenta*). Dans son dernier travail, traitant du cartilage aryténoïde de Cheval, Spina (39) maintient toujours sa première manière de voir (voyez ses fig. 1, 2, 3, 4, 6). Il y distingue un cartilage jaune et un cartilage blanc. Ce dernier forme des travées radiaires (radiäre Bälkchen) autour des cellules, et il renferme les prolongements cellulaires. Weichselbaum (48) décrit dans le condyle du tibia des lignes, formées par de très fins espaces vides (feinste Spalträume). Il les désigne sous le nom de " Zerklüftungslinien „. Il trouve ces mêmes lignes dans le cartilage articulaire allant subir des modifications séniles. Là, elles présentent une disposition radiaire autour des cellules et forment souvent des anastomoses entre des cellules voisines. Flesch (15) et Bicfalvi ont signalé des particularités analogues. Dans son dernier travail, B. Solger (38) se rallie à la manière de voir de Flesch et considère les lignes de Bubnoff comme des espèces de fentes. Plus loin il ajoute " Ich selbst möchte in den Budge'schen Linien ebenso wie in den Bubnoff'schen, Verdichtungsstreifen sehen, die allerdings die Folge von Schrumpfungs-Vorgängen sind „ (v. p. 328).

L'étude du cartilage articulaire des oiseaux, examiné à l'état frais, permet d'élucider cette question tant controversée. *Dans ce cartilage, on trouve dans la couche superficielle, la substance fondamentale nettement fibrillaire. Les fibrilles y affectent les dispositions les plus variées, mais parmi elles, il existe des* *travées, des faisceaux fibrillaires à direction spéciale. La désignation de faisceaux intercapsulaires leur convient parfaitement.*

Nous venons de dire que pour l'interprétation de ces images, le doute n'est guère possible. Il existe cependant des cas où il faut être sur ses gardes, et où certains éléments peuvent en imposer au premier abord pour des prolongements cellulaires. Les fig. 14 et 15 en offrent des exemples. On obtient ces images fréquemment sur les coupes sagittales entamant transversalement les faisceaux de la zone fibrillaire à direction frontale. A certains niveaux, le réticulum formé par les faisceaux verticaux est très développé et présente des mailles très nombreuses. Les cellules sont situées sur le trajet des travées trabéculaires et autour de ces cellules comme centre, s'irradient souvent plusieurs fibres isolées pour former une espèce de réticulum secondaire, au sein des faisceaux fibrillaires frontaux. Les figures 14 et 15 font comprendre mieux que toute explication ce dont il est question. A un examen superficiel, les éléments (*b*) s'irradiant autour de (*a*) en imposent pour des prolongements protoplasmiques. Les préparations faites après coloration par la fuchsine ou la safranine rendent surtout cette erreur possible. En effet, les cellules et les parties rayonnant autour d'elles prennent une coloration rouge franche. Les faisceaux fibrillaires coupés transversalement sont beaucoup moins colorés et plus clairs. En laissant pénétrer sous la lamelle couvrante un peu de glycérine, l'aspect pointillé correspondant à la coupe optique des fibrilles disparaît, à cause de leur gonflement, tandis que les stries plus colorées (*b*) persistent nettement. Un examen plus attentif prévient cependant toute erreur. La continuité de ces stries avec le protoplasma cellulaire n'existe pas. Par contre, on constate leur union intime avec les faisceaux intercapsulaires plus grossiers, dont elles sont des prolongements. De plus, on n'obtient ces images que sur des coupes verticales parallèles à l'axe de l'os, entamant transversalement les faisceaux horizontaux de la couche fibrillaire moyenne. Nous pouvons donc dire qu'à côté des faisceaux intercapsulaires sur le trajet desquels sont situées les cellules, *il existe des fibres ou des fibrilles, s'irradiant autour des capsules entre les faisceaux fibrillaires. Nous les désignerons sous le nom de fibres interfasciculaires.*

Nous venons de parler de la confusion possible de ces éléments avec des prolongements cellulaires. Virchow décrit des figures stellaires semblables dans le tissu conjonctif et il les prend pour des cellules plasmatiques analogues aux corpuscules osseux. Henle considère ces stries comme simplement produites par les bords de faisceaux coupés en travers. Ranvier (42) appuie la manière de voir de Henle (comparez les figures 120 et 121 de Ranvier, p. 355, avec nos figures 14 et 15).

Cartilage articulaire de Poulet et de Dindon nouveau-nés.

Des fragments de l'épiphyse et de la diaphyse ont été traités comme nous l'avons dit plus haut, par la liqueur de Flemming et colorés par le picrocarmin. Des coupes verticales, parallèles à l'axe de l'os, ont été faites dans les extrémités inférieure et supérieure du fémur d'un Poulet encore dans l'œuf mais sur le point d'éclore. Elles montrent dans le cartilage la succession des couches suivantes : 1° Une couche superficielle colorée en rouge intense par le carmin, recouvrant toute la surface articulaire et se continuant latéralement avec le périchondre. Les capsules cartilagineuses y sont lenticulaires, aplaties, parallèles à la surface (voyez fig. 18 (*a*)).

2° Une couche à cellules sphériques, prenant une légère teinte rose sous l'influence du picrocarmin (*b*).

3° Un cône cartilagineux coloré plus ou moins en jaune par l'acide picrique, se fixant par le carmin. L'éosine hématoxylique y fait apparaître deux couches bien distinctives : *a*) Une couche calcifiée (en grande partie). *b*) Une couche non calcifiée.

La première faisant suite à la zone des capsules sphériques, fixe l'hématoxyline d'une façon très intense. Elle se subdivise également en deux parties : une première la plus superficielle (*c*) où les capsules sont lenticulaires, aplaties, à grand axe parallèle à la surface. Elles sont serrées les unes contre les autres de manière à former des colonnes cellulaires verticales, perpendiculaires à la surface articulaire. Elle correspond au cartilage sérié de Ranvier. Une seconde partie plus profonde (*d*) où la disposition des éléments en séries linéaires est moins accentuée. Les cellules y sont volumineuses. Elle correspond à la couche calcifiée de Ranvier.

La couche non calcifiée (*e*) se présente sous forme de cône cartilagineux et s'étend à une grande profondeur dans la diaphyse de l'os. Elle fixe faiblement l'hématoxyline. La moelle osseuse y fait suite directement.

Par conséquent si on compare ce cartilage diarthrodial à celui des autres vertébrés, on voit que la plus grande différence réside dans la présence d'un cône cartilagineux très volumineux dans la diaphyse de l'os des oiseaux nouveau-nés.

Examinons de plus près ces diverses couches et voyons comment elles se présentent quand on les étudie à des grossissements convenables.

I. — *Couche superficielle à capsules lenticulaires.* Elle recouvre toute la surface articulaire, et se continue latéralement avec le périchondre. Renaut ne parle point de cette zone. Dans sa fig. 3, il dessine cependant quelque chose d'analogue sous forme de bordure foncée. Schöney parle d'une couche à capsules lenticulaires faisant suite au périchondre, mais il ne représente rien de semblable.

Cette couche correspond à celle des capsules lenticulaires des mammifères. Seulement elle présente dans sa texture des particularités intéressantes sur lesquelles nous devons attirer l'attention. Pour juger de son épaisseur, il suffit de faire des coupes perpendiculaires à la surface articulaire ; elle constitue la couche la plus mince du cartilage. Son diamètre varie cependant. Vers les parties latérales de l'épiphyse, où elle se continue avec le périchondre, elle atteint parfois l'épaisseur de la zone à capsules sphériques.

Au point de vue de sa structure, on y distingue des cellules cartilagineuses et une substance intermédiaire peu abondante, avide de matières colorantes. Des coupes parallèles à la surface articulaire, examinées à l'état frais dans des liquides indifférents, montrent des cellules plus ou moins arrondies, à protoplasma granuleux, se colorant en jaune intense sous l'influence de l'iode. Le noyau est central, arrondi, plus ou moins allongé. La cellule remplit complètement la capsule cartilagineuse. Sur des coupes perpendiculaires à la surface, les éléments cellulaires présentent une forme lenticulaire. Leur grand axe est parallèle à la surface. Quant à la substance intercellulaire, au lieu d'être homogène, elle possède une structure manifestement fibrillaire. Celle-ci se voit aussi bien sur des cartilages examinés à l'état frais dans des liquides neutres, que sur des cartilages traités par des réactifs fixateurs, tels que l'alcool, l'acide osmique à 1 °/₀, la liqueur de Flemming, etc.

Quant aux caractères, la distribution et l'arrangement de ces éléments fibrillaires, nous pourrions répéter tout ce qui a été dit à propos de l'étude de ces mêmes éléments dans le cartilage adulte. La distribution en réseau constitue cependant la règle (voyez fig. 16). D'autres fois, les cellules forment des rangées linéaires parallèles à la surface, et ces séries sont séparées par des faisceaux ou des amas fibrillaires plus ou moins épais. Ici encore on rencontre des images rappelant plus ou moins les figures de BUDGE, FLESCH, SPINA, NYKAMP, ZUCKERKANDL, moi, etc., figures interprétées tantôt comme prolongements cellulaires, tantôt comme canalicules nourriciers, tantôt comme faisceaux intercapsulaires et considérés par SOLGER comme productions artificielles. De même ici toute confusion est impossible, la nature de ces éléments situés au sein d'un substratum fibrillaire tout à fait identique, n'est pas discutable. Ce sont donc des fibres ou des faisceaux fibrillaires à trajet spécial, reliant des capsules voisines.

II. — La *couche à capsules sphériques* présente peu de particularités. Ses cellules sont plus ou moins sphériques et présentent leur maximum d'activité près de la couche à capsules lenticulaires et sur les parties latérales près du périchondre. Là surtout on distingue bien la transition entre la couche fibrillaire et le cartilage hyalin complètement développé. A ce niveau, on voit des cellules volumineuses, arrondies, à protoplasma granuleux et abondant, à noyau volumineux. Très souvent on distingue deux noyaux dans une cellule, ou bien deux cellules dans une capsule. Cette même activité formative existe autour des canaux médullaires contenus dans la couche à capsules sphériques. Ces canaux relativement rares à ce niveau renferment des vaisseaux sanguins au même titre que le périchondre. La nutrition des éléments avoisinants s'y fait donc facilement.

Nous n'avons pas essayé le réactif préconisé par Neumann (49), Ranvier (42), Leboucq (50), pour déceler dans ces cellules la présence du glycogène se colorant en brun acajou sous l'influence de l'iode. L'existence de cette substance au sein des cellules cartilagineuses témoigne d'une activité organique considérable.

Quant à la substance fondamentale, elle est hyaline, homogène à l'état frais, se colore faiblement sous l'influence du carmin et de l'hématoxyline. Sur un grand nombre de préparations de cartilage de Poulet nouveau-né et de Dindon âgé de trois jours, fixé par la liqueur de Flemming mêlée d'eau à parties égales, nous avons obtenu des images tout à fait analogues à celles représentées dans notre mémoire déjà cité (voyez nos figures 6, 11, 14, 20, 21, etc.). De sorte que chez les oiseaux la zone à capsules sphériques du cartilage diarthrodial posséderait, du moins à certains niveaux, une *structure lamellaire.*

III. — A la seconde couche succède d'une facon brusque la troisième, celle *du cartilage sérié,* ou à capsules empilées. Les préparations colorées par l'éosine hématoxylique sont les plus instructives. Le picrocarmin la colore en jaune et non en rouge, comme il le fait pour la seconde zone. Mais comme ces deux teintes sont très faibles, la différence quoique appréciable, n'est pas aussi manifeste que pour l'hématoxyline ou le vert de méthyle. Ces substances colorent peu la seconde couche, mais d'une façon très intense la troisième. Cette grande affinité pour l'hématoxyline prouve en faveur de modifications chimiques spéciales, survenues au sein de la substance fondamentale. Au premier abord, on serait tenté d'admettre une infiltration de sels calcaires. Mais l'examen d'une coupe microscopique faite à l'état frais, perpendiculairement à la surface de l'épiphyse, écarte cette idée; cette couche se montre exempte de dépôts calcaires. De plus, si on laisse pénétrer doucement sous la lamelle une solution faible d'un acide minéral, c'est uniquement au niveau de la quatrième couche (calcifiée) qu'on voit se former les bulles d'anhydride carbonique. Ceci prouve que cette dernière seule est le siège de carbonates, l'autre a seulement subi des modifications chimiques précédant la calcification.

IV.— La quatrième couche, correspondant à *la zone de calcification de Ranvier*, est constituée de cellules volumineuses à noyau arrondi. La substance intercellulaire est peu abondante et homogène. Elle se colore en bleu foncé sous l'influence de l'hématoxyline. On y trouve des canaux médullaires nombreux. A ce niveau, on remarque les premières traces de l'os endochondral. Comme dit Schöney, le tissu osseux de formation récente touche directement au réseau de substance fondamentale chargée de sels calcaires. De plus, ici, du moins chez le Dindon âgé de trois jours, il n'y a pas de travées directrices plongeant librement dans la moelle osseuse diaphysaire. Il persiste à cet âge un cylindre cartilagineux volumineux, séparant la moelle osseuse de la couche de calcification. Au reste, l'ossification s'y fait toujours de la même manière, c'est-à-dire aux dépens de cellules spéciales ostéoblastiques, occupant la périphérie des espaces médullaires et tapissant leurs parois. Ces cellules prennent, de même que les bordures osseuses, auxquelles elles donnent naissance, une teinte rose foncée sous l'influence de l'éosine hématoxylique.

Les cellules de la couche de calcification se colorent très peu et si elles fixent de la matière colorante, c'est à l'hématoxyline qu'elles donnent la préférence, prenant alors une teinte faiblement bleuâtre. Cependant certaines cellules se conduisent d'une autre façon. Sous ce rapport, nous avons observé des particularités intéressantes au point de vue de l'intervention active ou passive de la part de ce cartilage, dans la formation de l'os endochondral. (Pour l'historique de cette question, voir Leboucq (50), p. 1-7.) Pour les uns, le cartilage se comporterait d'une façon passive dans la genèse de l'os endochondral, il subirait la destruction complète. Pour d'autres, il jouerait un rôle actif, les cellules cartilagineuses persisteraient au niveau de la limite d'ossification et donneraient naissance à certaines parties constituantes de la moelle. Leboucq (50) a démontré ce fait pour le cartilage des mammifères (Homme et ruminants). Dans un mémoire tout récent, E. Leser (51) arrive à des résultats opposés. Voici comment il s'exprime à ce propos : " In der Nähe der Markräume gehen mit den neugebildeten Zellen Veränderungen vor, welche ihren thatsächlichen Untergang einzuleiten scheinen. „

Au point de vue de cette étude, le cartilage des oiseaux est très favorable. A certains endroits de la couche calcifiée, on voit des espaces médullaires, dont les bords sont encore dépourvus de toute trace de substance osseuse. C'est le moment de l'apparition des cellules ostéoblastiques. Celles-ci tapissent les trabécules du cartilage calcifié. A ce niveau, ces travées de substance intercellulaire tantôt encore chargées de sels calcaires, prenant une belle nuance bleuâtre sous l'influence de l'hématoxyline, perdent maintenant cette propriété, elles restent plus ou moins incolores, ou plutôt bleu pâle (voyez fig. 19). La substance fondamentale y subit donc des modifications chimiques importantes, les dépôts calcaires y disparaissent. Les cellules ne restent pas étrangères à ces changements. Tantôt encore bleuâtres, elles acquièrent une teinte rose, caractéristique pour les éléments médullaires. Comme la fig. 19 le montre, on constate parfois dans l'intérieur du système trabéculaire en partie ouvert ou détruit, la présence de cellules qu'on est forcé de considérer comme ostéoblastes. D'autres fois on est embarrassé de dire si l'élément qu'on a sous les yeux, est une cellule cartilagineuse ou un ostéoblaste. Il est donc possible de trouver tous les stades intermédiaires entre le corpuscule hyalin et l'ostéoblaste. Nous croyons pouvoir en conclure que *chez les oiseaux, des ostéoblastes naissent aux dépens de cellules cartilagineuses et que celles-ci jouent par conséquent un rôle actif dans la formation de l'os endochondral.*

Schöney est arrivé aux mêmes résultats en examinant des préparations traitées par l'acide chromique. Il n'indique aucun réactif capable de faire apparaître les stades de transition entre les éléments cartilagineux et les éléments médullaires. L'éosine hématoxylique les rend tout à fait manifestes.

V. — Nous arrivons à la cinquième zone du cartilage diarthrodial embryonnaire : *la couche non calcifiée.* Chez le Dindon âgé de trois jours, elle est très épaisse. Elle constitue à peu près les 4/5 du cône cartilagineux total. Renaut représente ce cône (voyez sa fig. 3) chez un embryon de Poulet de vingt jours. A ce moment, l'infiltration calcaire doit déjà exister. Cependant il n'insiste pas sur la présence de couches différentes.

Au point de vue de la texture, cette couche ressemble un peu à sa voisine calcifiée. La substance fondamentale paraît homogène et est plus abondante que dans cette dernière. L'aspect trabéculaire y est moins prononcé. Les cellules sont également volumineuses, à noyau arrondi bien marqué et à protoplasma granuleux clair; mais elles présentent une forme plus arrondie. Des canaux médullaires parcourent ce cartilage. Chez un Poulet nouveau-né, la richesse en espaces médullaires est à peu près la même dans les deux couches, la calcifiée et la non calcifiée. Entre les deux, il existe une espèce d'intersection. Le tissu médullaire en rongeant le cartilage à ce niveau établit une cloison incomplète entre les deux couches. C'est là, dans la partie inférieure de la zone calcifiée, qu'apparaissent les premières traces de l'os endochondral. Le cartilage y est envahi de plus en plus, les espaces médullaires s'y multiplient, tandis que dans la couche non calcifiée, leur nombre reste à peu près stationnaire. Cette différence au point de vue du nombre de canaux médullaires est visible à l'œil nu. En examinant, sans le concours du microscope, des coupes longitudinales d'un os long d'un Dindon âgé de trois jours, on parvient à délimiter à peu près ces deux couches en question, grâce à leur aspect différent. Sous ce rapport, les préparations à l'éosine hématoxylique sont encore beaucoup plus instructives. Le cartilage épiphysaire se colore en bleu intense, le cartilage diaphysaire en bleu pâle. Entre les deux existe une couche constituée par des îlots colorés en rose. Ceux-ci correspondent aux espaces médullaires et aux premières traces de l'os endochondral. Le passage entre les deux zones l'une bleu foncé, l'autre bleu pâle, est net et brusque, c'est-à-dire qu'il n'existe aucune transition de teinte. La ligne de démarcation est cependant très irrégulière. Des travées colorées en bleu intense, pénètrent plus ou moins profondément dans le cartilage voisin bleu pâle. Ces prolongements irréguliers existent surtout sur les parties latérales dans le voisinage de l'os périostique. Ajoutons que le vert de méthyle et d'autres réactifs donnent des résultats identiques.

Il nous reste une dernière question à poser, relativement à la destinée de ce cône cartilagineux non calcifié. Joue-t-il un rôle dans la formation de l'os endochondral ? Nous devons répondre affirmativement. En effet, à côté d'un nombre excessivement considérable de cellules à noyaux multiples, il existe sur les parois latérales de ce cône des ostéoblastes véritables, des bordures de tissu osseux endochondral. Ces travées osseuses sont plus rares vers les régions centrales. Elles y existent cependant, et elles s'y développent dans les mêmes conditions, c'est-à-dire aux dépens d'ostéoblastes tapissant les bords des anfractuosités situées au sein d'un cartilage libre de tout dépôt calcaire. Ici encore on constate des formes intermédiaires entre les corpuscules hyalins et les éléments médullaires. Enfin insistons encore sur l'aspect tout à fait embryonnaire de ces cellules cartilagineuses : leur forme est arrondie, leur protoplasma abondant, leur noyau souvent double. Tout cela prouve en faveur d'une intervention essentiellement active de la part de ces éléments dans la formation de l'os endochondral et d'une partie de la moelle osseuse.

En résumé, l'étude du cartilage diarthrodial nous a démontré :

1°) L'existence d'une couche cartilagineuse superficielle à substance intercellulaire fibrillaire.

2°) Une structure lamellaire de la substance fondamentale de la couche à capsules sphériques.

3°) Des modifications chimiques précédant la calcification au niveau de la zone du cartilage à capsules empilées, correspondant au cartilage sérié de Ranvier.

4°) L'existence à côté d'une couche de cartilage calcifié, d'un cône cartilagineux non calcifié diaphysaire. Celui-ci ne correspond ni à la couche ostéoïde de Ranvier (couche calcifiée exempte de tissu osseux), ni à la couche osseuse (celle où le tissu osseux tapisse les travées directrices calcifiées). Nous nommerons ce cône, faisant suite à la couche osseuse, *cône cartilagineux médullaire*. Il plonge en effet directement dans la moelle.

5°) La participation active du cartilage calcifié et du cartilage médullaire à la formation de l'os endochondral. En d'autres termes, la transformation graduelle des cellules cartilagineuses en éléments médullaires, notamment en ostéoblastes.

Gand, le 30 décembre 1888.

LISTE DES OUVRAGES CITÉS.

(1) HEITZMANN. *Studien am Knochen und Knorpel.* (Wien. med. Jahrb. 1872, 4 Heft.)

(2) STRICKER. *Vorlesungen über allgemeine und experimentelle Pathologie.* (II Abth. Wien. Braumüller.)

(3) LÖWE. *Ueber eine eigenthümliche Zeichnung im Hyalinknorpel.* (Wien. med. Jahrb. p. 257-258, 1874.)

(4) SPINA. *Ueber die Saftbahnen des hyalinen Knorpels.* (Sitzungsb. der Acad. d. Wiss. in Wien. Bd. 80.)

(5) ELSBERG. *Contributions to the normal and pathological Histology of the cartilages of the Larynx.* (Arch. of Laryngol., vol. II, 1881.)

(6) REMAK. *Ueber die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels.* (Arch. f. Anat. 1852, p. 63.)

(7) HEIDENHAIN. *Zur Kenntniss des hyalinen Knorpels.* (Studien des phys. Instit. zu Breslau, 1863, II Heft.)

(8) BRODER. *Ein Beitrag zur Histologie des Knorpels.* (Diss. Zürich. 1865.)

(9) HASSE. *Ueber den Bau und über die Entwicklung des Knorpels bei den Elasmobranchiern.* (Zool. Anzeiger, 1879, nº 31, p. 323 et nº 32, p. 325.)

(10) O. HERTWIG. *Ueber die Entwicklung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel.* (Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX, 1872, p. 80.)

(11) RETZIUS. *Beitrag zur Kenntniss des Knorpelgewebes.* (Bidrag till kännedomen om bruskväfnaden. Nord. med. Ark. Bd. IV, 1872.)

(12) THIN. *On the Structure of hyaline Cartilage.* (Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XVI, 1876, p. 1-22, 2 pl.)

(13) TIZZONI GUIDO. *Sulla istologia normale e patologica delle cartilagini ialini.* (Archivio per le scienze mediche, II fasc. p. 27-102, 1 pl.)

(14) PRUDDEN. *Beobachtungen am lebenden Knorpel.* (Virch. Arch. Bd. 75, p. 158-198, 1 pl. 1879.)

(15) FLESCH, M. *Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels.* (Würzburg. A. Stuber, 5 pl. 1880.)

(16) LEYDIG, Fr. *Zelle und Gewebe.* (Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers 1885. Knorpelzellen, p. 4 et Knorpelgewebe, p. 73.)

(17) PETRONE. *Sulla Structura delle cartilagine.* (Giornale internazionale delle scienze mediche. Nuova serie, 6 tavole, 1879.)

(18) BUBNOFF. *Beiträge zur Kenntniss der Structur des Knorpels.* (Wiener Sitzungsb. Bd. 57, 1868)

(19) HENOCQUE. *Structure des cartilages.* (Gaz. médicale. Paris 1873.)

(20) BUDGE, A. *Die Saftbahnen im hyalinen Knorpel.* (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 14, p. 65-73, 1877.)

Id. *Weitere Mittheilung über die Saftbahnen im hyalinen Knorpel.* (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16, p. 1-15, 1 pl. 1879.)

(21) ORTH, J. *Cursus der normalen Histologie.* (Berlin 1881.)

(22) ARNOLD. *Zur Kenntniss der Saftbahnen des Bindegewebes.* (Virch. Arch. Bd. 68, p. 465-506, 2 pl.)

(23) NYKAMP. *Beitrag zur Kenntniss der Structur des Knorpels.* (Arch. f. mikr. Anat. 1877, Bd. 15.)

(24) KÖLLIKER. *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden.* (Zürich. 1844.)

(25) DONDERS. *Mikroskopische und mikrochemische Untersuchungen thierischer Gewebe.* (Holländische Beiträge, p. 39, p. 252.)

(26) LANGHANS. (Zeitschrift für Wissench. Zool. Bd. 15, Heft 3, p. 249, 1865.)

(27) GEGENBAUR. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (Heft. 3, p. 237-249. Leipzig. Engelmann 1872.)

(28) TILLMANNS. *Ueber die fibrilläre Structur des Hyalinknorpels.* (Centralblatt für Chirurgie. Nr. 11, p. 161-163, 1877.)

Id. *Ueber die fibrilläre Structur des Hyalinknorpels.* (Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abtheil., p. 9-20, 1 pl. 1877.)

(29) BABER. E. CRESWELL. *On the structure of hyaline cartilage.* (Journal of Anat. and Physiol. Vol. X, p. 113-126, 1 pl. 1875.)

(30) GENZMER, A. *Untersuchungen über den Hyalinknorpel.* (Centralbl. für Chirurgie. Nr. 17, p. 257-260, 1875.)

Id. *Ueber die Reaction des hyalinen Knorpels auf Entzündungsreize und die Vernarbung von Knorpelwunden nebst einigen Bemer-*

kungen zur Histologie des Hyalinknorpels. (Virch. Arch. Bd. 67, p. 75-92, 2 pl. 1876.)

(31) REEVES. *The matrix of articular cartilage.* (British medic. journal. II, Novemb. 1876, p. 616.)

(32) BICFALVI. *Beiträge zur Structur der Grundsubstanz des hyalinen Knorpels.* (Orvostermészettndomanyi. Erksito 1883, p. 13-30, 1 pl. Nach dem Referat von Klug im med. Centralbl. Nr. 25, 1883.)

(33) A. VOGEL. *Die Saftbahnen des Hyalinknorpels.* (Dissertation. Bern. 1883.)

(34) VAN DER STRICHT, O. *Recherches sur le cartilage hyalin.* (Arch. de Biologie publiées par Ed. Van Beneden et Ch. Van Bambeke. Tome VII, 1886. Pl. I-III.)

(35) C.-H.-H. SPRONCK. *Zur Kenntniss der Structur des Hyalinknorpels.* (Vorläufige Mittheilung.) Anatomischer Anzeiger II. Jahrg. 1887. Nr. 9, p. 259-269.)

(36) ZUCKERKANDL. *Beitrag zur Lehre von dem Baue des hyalinen Knorpels.* (Sitzungsb. d. kais. Acad. d. Wiss. Wien. Bd. 91, III, Abth. März Heft. 1885.)

(37) B. SOLGER. *Die Wirkung des Alcohols auf den hyalinen Knorpel.* (Festschrift f. A. von Kölliker, 1877)

(38) B. SOLGER. *Ueber Schrumpfungserscheinungen am hyalinen Knorpelgewebe des Menschen und deren Beziehungen zu den Fibrillen.* (Arch. für mikr. Anat. Bd. 31, p. 303-333, 1 pl.)

(39) SPINA. *Beiträge zur Histologie des hyalinen Knorpels.* (Medic. Jahrbüch. Jahrg. 1886, p. 447-462, 2 pl.)

(40) RENAUT. *Recherches anatomiques sur le tissu élastique des os.* (Laboratoire d'histol. du Coll .de France, 1875, p. 148-162, 1 pl.)

(41) L. SCHÖNEY. *Ueber den Ossificationsprocess bei Vogeln.* (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12, 1875.)

(42) RANVIER. Traité technique d'Histologie, 1875.

(43) RANVIER. *Nouvelles recherches sur la structure et le développement des tendons.* (Laboratoire d'Histol. du Collège de France, 1874, p. 56.)

(44) BOLL, F. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe.* (Arch. de M. Schultze, 1871, p. 275.)

(45) LEYDIG. *Traité d'histologie de l'homme et des animaux.* (Traduit par Lahilonne.)

(46) TILLMANNS. *Ueber die fibrilläre Structur des Hyalinknorpels.* (Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1877, p. 9-20.)

(47) VAN DER STRICHT, O. *Recherches sur le cartilage hyalin.* (Communication préliminaire). Annales de la Société de médecine de Gand, 1885, p. 1-12.)

(48) WEICHSELBAUM. *Die senilen Veränderungen der Gelenke und deren Zusammenhang mit der Arthritis deformans.* (Sitzungsb. d. Kais. Acad. d. Wiss. Wien. 3 Abth. Bd. 57, p. 193, 4 pl. 1877.)

(49) NEUMANN. *Die Iodreaction der Knorpel und Chordazellen.* (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14, p. 54, 1877.)

(50) LEBOUCQ. *Etudes sur l'ossification.* (Académie royale de Belgique. Extrait des bull. 2e série, tome 44, no 11. Nov. 1877.)

(51) E. LESER. *Ueber histologische Vorgänge an der Ossificationsgrenze mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Knorpelzellen.* (Archiv. f. mikrosk. Anat. Bd. 32, 1 Heft.)

EXPLICATION DES PLANCHES (¹).

PLANCHES I ET II.

Fig. 1. Coupe parallèle à la surface de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'une oie adulte. Liqueur de Flemming mélangée d'eau à parties égales. Eosine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 2. Coupe parallèle à la surface de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'une oie adulte. Liqueur de Flemming mélangée d'eau à parties égales. Safranine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 3. Coupe parallèle à la surface de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'un poulet adulte. Liqueur de Flemming mélangée d'eau à parties égales. Vert de méthyle. Hart. obj. 9. oc. 3.

Fig. 4. Coupe perpendiculaire à la surface, sagittale, de l'épiphyse supérieure du tibiotarse. Poulet adulte. Alcool du commerce. Eosine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 5. Coupe à travers l'épiphyse inférieure de la phalange d'une patte de canard adulte. Examen à l'état frais dans une solution de chlorure de sodium à 1 °/₀. Hartn. obj. 9. immersion. oc. 3.

Fig. 6. La même coupe, colorée par la fuchsine et examinée dans l'eau distillée. (*a*) Parties claires non colorées, siège de dépôts calcaires. (*b*) Réseau coloré de la même manière substance fondamentale (*c*) non infiltrée. Hartn. obj. 9. immers. oc. 3.

Fig. 7. Coupe sagittale faite au milieu de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du tibiotarse. Poulet adulte. (*a*) La couche toute superficielle. (*b*) Couche plus profonde. Alcool. Fuchsine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

(¹) N.-B. La plupart de ces figures ont été dessinées à la chambre claire.

Fig. 8. Coupe frontale perpendiculaire à la surface, faite au milieu de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du tibiotarse. Poulet adulte. Alcool. Eosine. Hartn. obj. 9 im. oc. 3.

Fig. 9. Coupe parallèle à la surface du milieu d'un des condyles de l'épiphyse inférieure du tibiotarse. Fuligula marila. Liqueur Flemming mélangée d'eau à parties égales. Vert méthylique. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 10. Coupe parallèle à la surface du milieu d'un des condyles de l'épiphyse inférieure du tibiotarse. Canard. Liqueur Flemming et eau à parties égales. Vert méthylique. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 11. Coupe parallèle à la surface du milieu de l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'un poulet adulte. Cartilage frais. Coloré par la safranine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 12. Dissociation de faisceaux fibrillaires empruntés à une coupe horizontale de la partie antérieure de l'épiphyse inférieure du fémur. Oie. Liqueur de Flemming et eau à parties égales. Eosine. Hartn. obj. Homogène $^1/_{18}$. Praz. oc. 3.

Fig. 13. Coupe oblique par rapport à la surface, de l'épiphyse inférieure du fémur. Fuligula marila. Liqueur de Flemming et eau à parties égales. Fuchsine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 14. Coupe sagittale perpendiculaire à la surface de l'épiphyse inférieure du fémur. Oie adulte. Alcool. Fuchsine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 15. Coupe sagittale perpendiculaire à la surface de l'épiphyse inférieure du tibiotarse. Poulet adulte. Alcool. Fuchsine. (*a*) Cellules. (*b*) Fibres intercapsulaires. (*c*) Faisceaux intercapsulaires. Hartn. obj. 9. immersion. oc. 3.

Fig. 16. Coupe parallèle à la surface du condyle de l'épiphyse inférieure du fémur. Dindon âgé de 3 jours. Liqueur de Flemming et eau à parties égales. Eosine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 17. Coupe du condyle de l'épiphyse inférieure du tibiotarse d'un dindon adulte. Liqueur de Flemming et eau à parties égales. Eosine. Hartn. obj. 9. oc. 3.

Fig. 18. Coupe verticale parallèle à l'axe de l'extrémité inférieure du fémur d'un dindon âgé de trois jours. Liqueur de Flemming et eau parties égales pendant 24 heures. Eosine hématoxylique. Grossissement de 10 diamètres.

(*a*) Couche superficielle fibrillaire.
(*b*) Couche à capsules sphériques.
(*c*) Couche de cartilage sérié.
(*d*) Couche de cartilage calcifié.
(*e*) Couche de cartilage médullaire non calcifié.
(*f*) Premières traces de l'os endochondral.
(*g*) Os périostique.
(*h*) Espaces médullaires.

Fig. 19. Coupe du même individu, au niveau de la couche calcifiée Liqueur Flemming et eau à parties égales. Eosine hématoxylique. Hartn. obj. 9 immersion. oc. 3.

(*a*) Espace médullaire.
(*b*) Trabécules de substance fondamentale infiltrée de sels calcaires.
(*c*) Trabécules non infiltrés de sels calcaires.
(*d*) Ostéoblaste.
(*f*) Leucoblastes.
(*g*) Erytroblastes.

Monadines et Chytridiacées, parasites des algues du Golfe de Naples,

PAR

C. DE BRUYNE,

Assistant à l'Université, Professeur à l'École normale de l'Etat à Gand.

(Planches III à V.)

INTRODUCTION.

Les recherches dont le présent travail constitue le compte rendu, ont été faites à la Station zoologique de Naples, où j'ai résidé pendant les mois de février, mars, avril et mai derniers. Je me proposais, en demandant l'autorisation d'aller y occuper la table belge, de continuer mes études au sujet des protozoaires vivant en parasites sur les algues.

Mes résultats présentent certaines lacunes, inévitables quand on ne peut pas disposer d'un temps relativement long : à mon avis, pour pouvoir mener à bien la question du parasitisme chez les algues marines, il faut pouvoir s'en occuper *sur place* pendant une année entière. Tout d'abord, de même que pour toutes autres recherches au bord de la mer, il faut compter avec les intempéries du climat, qui peuvent, pendant plusieurs semaines, empêcher le renouvellement des matériaux. Au témoignage de MM. les Assistants de la Station zoologique, le temps a été exceptionnellement défavorable pendant le mois de février et une partie du mois de mars de cette année. Malgré la meilleure volonté, les pêcheurs attachés à l'établissement, étaient dans l'impossibilité de me procurer une bonne moisson d'algues : la mer était continuellement et fortement agitée. La seconde moitié de mars, ainsi que les mois d'avril et de mai, au contraire, ont été très favorables, et je rends volontiers hommage au zèle de M. Salvatore Lo Bianco, pour me dédommager de mes premières privations.

D'un autre côté, les modes de multiplication des organismes inférieurs varient beaucoup avec l'époque de l'année et les conditions climatériques. C'est ainsi qu'à tels mois de l'année ils évoluent avec une rapidité étonnante, tandis qu'ils passent tels autres dans un état de repos, sorte de léthargie, dont il est quasi impossible de les réveiller. Il en résulte qu'en pareil cas le matériel peut devenir, pour le naturaliste dont le séjour est limité, absolument improductif et, à raison de sa torpeur, entraîner une perte de temps précieux : ceci a été mon cas à plusieurs reprises, ainsi que j'aurai l'occasion de le montrer en maints endroits de ce mémoire. Si, au contraire, on travaille à ce sujet pendant l'époque favorable à la multiplication, on voit sous le microscope se succéder un grand nombre de générations, mais malheureusement toutes présentent invariablement le même cycle : à toutes manquent, presque toujours, le ou les stades de repos tels que *cystes*, spores de conservation, etc. Quant à les provoquer artificiellement, je ne crois pas qu'il soit bon d'y procéder, car dans ce cas on ne parvient d'ordinaire qu'à produire des formes anormales et qui ne méritent aucune confiance, ou, bien pis encore, on voit ces cultures s'altérer et se perdre complètement. C'est là l'inconvénient principal que j'ai rencontré au cours de mes observations. L'unique moyen de l'éviter eût été de pouvoir séjourner encore davantage au bord du Golfe de Naples, mais une prolongation de congé m'avait déjà été accordée et j'ai cru devoir m'en contenter.

La nature même de mon travail exige des matériaux toujours frais, renouvelés tous les jours et étudiés sur place : l'étude par les réactifs histologiques ne peut se faire que plus tard et doit toujours être considérée comme un complément, un achèvement. C'est pourquoi je n'ai pas fait une bien grande collection de matériaux conservés : ceux que j'ai rapportés ne m'ont servi qu'à élucider certains détails de structure histologique. Je n'ai certainement pas songé à rapporter des algues à l'état frais; celles-ci, en effet, auraient pu, pendant deux, trois jours, parfois quelques heures seulement, ne pas s'altérer, mais certainement elles auraient perdu toute valeur avant leur arrivée à Gand, où les moyens de pourvoir à leurs besoins les plus urgents me devaient certainement faire défaut. S'il s'agit, au contraire, de plantes fluviales ou lacustres, leur transport est de beaucoup facilité et on peut conserver dans un laboratoire quelconque et dans d'excellentes conditions toute espèce d'algues de cette provenance : on peut même s'en faire envoyer de très loin; il suffit pour cela que l'eau soit renouvelée de temps à autre. Je reviens donc à ce que je disais en commençant : pour étudier la morphologie et la biologie de ces êtres inférieurs si délicats, il faut absolument s'établir au bord de la mer pendant une année entière : alors seulement on peut les cueillir sur les algues, les choisir, les observer *dans toutes leurs conditions habituelles :* lumière, température, milieu naturel, etc.

Dans ce cas encore, on se heurte à une autre difficulté qui occasionne des déboires sans nombre au cours des recherches. Quand l'observation microscopique d'une même préparation fraîche doit durer des jours, des semaines, l'évaporation entraîne une condensation de chlorure de sodium au sein du liquide et altère complètement les conditions d'existence des parasites et de leurs hôtes. Les chambres humides de toute nature (la goutte pendante peut être seule exceptée) quelque perfectionnées qu'elles soient, ne suffisent point à éviter ce grave inconvénient. A cela vient encore se joindre le fait que souvent les algues ont de grandes dimensions et qu'il faut se contenter d'introduire un petit fragment dans la chambre humide. Celui-ci, séparé de la plante-mère, s'altère plus ou moins rapidement et finit même par se détruire complètement. Plusieurs causes d'insuccès se présentent alors en même temps : le parasite ne trouve plus de quoi pourvoir à sa subsistance, les échanges gazeux, primitivement réglés par l'algue, ne pourront plus s'effectuer normalement et les germes bactériens, toujours présents en plus ou moins grand nombre, trouveront d'excellentes conditions pour se développer. J'ai réussi plus tard à éviter ceux-ci en me servant d'eau marine primitivement stérilisée; mais il m'est avis que mieux vaut ne pas devoir recourir à ce moyen artificiel et autant que faire se peut, maintenir toutes les conditions naturelles. A cet effet, je me suis servi de l'appareil que L. Rhumbler a imaginé et décrit (1) : toutefois je l'ai rendu beaucoup plus maniable en supprimant le système de l'entonnoir et du flacon destiné à aérer le liquide, et en le remplaçant d'un côté par un siphon plongeant dans l'éprouvette, et de l'autre en plaçant sur le trajet du tube capillaire un renflement où, en tombant goutte à goutte, le liquide pouvait de nouveau se charger d'une quantité d'oxygène (2). Ce qui me semble aussi très recommandable, c'est l'introduction d'algues vertes unicellulaires dans la culture; il est vrai que dans ce cas on obtient parfois une émigration du parasite sur cette algue nouvellement introduite : il y trouve, en effet, une nourriture fraîche et abondante, qui, sauf les inconvénients de l'évaporation, apporte toutes les conditions requises à son existence et à son accroissement, mais l'observation des phases évolutives du parasite n'en est rendue que plus facile.

Dans les pages qui vont suivre, je me propose de traiter successivement des *Monadines*, (zoosporées et azoosporées) et des *Chytridiées* dont les phases évolutives me sont entièrement ou presque entièrement connues. Je ferai suivre un appendice où j'exposerai brièvement les résultats incomplets au sujet de la morphologie et de la biologie de quelques parasites qui me semblent également être des formes non encore connues.

Gand, 8 novembre 1889.

---

(1) *Zeitschr. f. w. Zool.* Bd. XLVI, 4 Heft. 1888.

(2) *Botanisch Jaarboek*, 2e jaargang, 1889.

I. — MONADINES.

I. — MONADINES ZOOSPORÉES.

Pseudospora Benedeni, n. sp.

(Planche III, fig. 1-14.)

Les algues du genre *Cladophora*, dont la baie de Naples abonde, présentent quelquefois des filaments décolorés et qu'à l'œil nu déjà on peut distinguer de leurs voisines : la belle couleur verte naturelle, en effet, est remplacée par un blanc sale ou un gris plus ou moins foncé. On reconnaît immédiatement que l'algue est malade en ces endroits, et l'observation au microscope en révèle la cause : des protozoaires en plus ou moins grand nombre y parasitent ; ils dévorent le contenu féculent et chlorophyllien et les résidus de leur digestion se présentent comme des masses informes d'un brun noirâtre. Il ne reste ordinairement que la paroi des cellules, ce qui donne cet aspect décoloré. Il arrive parfois que les filaments d'algues sont pour ainsi dire bourrés de parasites ; d'autres fois, des individus isolés y parcourent leur cycle évolutif complet et, dans ce cas, on peut poursuivre dans un même filament la succession de plusieurs générations dont le nombre dépendra de l'étendue du filament mince et de sa richesse en substances nutritives. J'ai surtout porté mon attention sur *Cladophora gracilis*, Kütz.

Il n'y a pas qu'une seule forme parasitaire à l'intérieur de cette algue, mais bien souvent, au contraire, on en distingue plusieurs dont deux surtout sont fréquentes. Leurs caractères respectifs, quoique présentant parfois quelque ressemblance, diffèrent néanmoins suffisamment pour permettre une différenciation parfaite.

A l'effet de pouvoir observer les divers stades successifs, ce qui demande parfois plusieurs jours, on isole dans une chambre humide ordinaire ou dans la goutte pendante, un ou plusieurs fragments malades ; il est bon d'en ajouter quelques autres encore intacts à l'effet de parer au manque de nourriture et d'oxygène pour le parasite, etc. Cette algue résiste assez bien à la mutilation et, à moins de bactéries introduites en même temps, aucune cause de destruction ne se manifeste d'ordinaire pendant deux ou trois jours, surtout si l'on a pris soin de stériliser l'eau marine employée dans la culture.

Le principal et le plus fréquent des parasites de *Cladophora gracilis*, est celui auquel je propose d'attacher le nom de M. le professeur Édouard Van Beneden. Il appartient sans aucun doute aux *Monadines Zoosporées*, Cienk. à raison de ses 4 phases évolutives : *Zoospore*, *amibe* (*plasmode?*), *cyste zoosporipare* et *Sporocyste ;* sa place est marquée dans la famille des *Pseudosporées* et dans le genre *Pseudospora*. Je dois néanmoins faire remarquer que le stade *amibe* ne possède point les pseudopodes effilés et pointus, rappelant par leur aspect ceux d'*Actinophrys*. Malgré cela et quoique Cienkowsky, créateur du genre, les considère comme caractéristiques, je crois que *tous* les autres caractères concordant, il n'y a pas lieu de créer un genre nouveau.

Pseudospora Benedeni est un grand parasite très fréquent dans mes cultures à l'intérieur des filaments de *Cladophora*. La zoospore à l'état de repos est d'ordinaire régulièrement sphérique (fig. 1 et 2), parfois légèrement ovoïde; cette forme change néanmoins beaucoup pendant les mouvements : à ce stade, en effet, la Monadine est très amiboïde. Une membrane mince et nette limite extérieurement le protoplasme où se distinguent nettement une partie hyaline et une partie granuleuse. Comme toujours l'hyaloplasme se trouve border extérieurement la partie granuleuse. Une ou plusieurs vacuoles, de dimensions variables, rarement situées contre la surface, sont d'ordinaire noyées dans le protoplasme (fig. 1). A l'état frais on ne peut guère distinguer d'autre différenciation; les réactifs, au contraire, révèlent la présence d'un noyau. Un cil unique, très long (2-2 $^1/_2$ fois le diamètre de la zoospore) bat continuellement l'eau ou les sucs environnants et détermine la progression de la zoospore. Celle-ci est très lente et il faut parfois observer un même individu pendant un temps relativement long avant de constater un déplacement appréciable. La zoospore est néanmoins en proie à un mouvement total saccadé sur place, mais qui n'intervient point dans la progression. Le cil ne discontinue pas de battre dans tous les sens à l'instar d'un fouet. Quant à la structure intime du cil, on peut dire qu'elle est régulièrement hyaline; l'organe va en s'amincissant depuis son origine dans la zoospore, pour se terminer en pointe très effilée. Il n'est pas rare de voir que tout à coup le cil a disparu et l'on a en ce moment devant soi une masse sphérique sans mouvements notables, si ce n'est ceux provenant de l'amiboïdité. Ce phénomène peut se répéter plusieurs fois, car toujours il est bientôt suivi de la réapparition du cil au même endroit et d'ordinaire avec les mêmes caractères.

On distingue les jeunes zoospores des autres, plus anciennes, en ce que celles-ci renferment, en dehors des vacuoles, un ou plusieurs fragments de chlorophylle : la zoospore, en effet, se nourrit en englobant les chromatophores de l'algue hospitalière, qu'elle digère dans son protoplasme granuleux. Cette digestion est rendue très appréciable par le changement de coloration des chromatophores : leur vert cède progressivement la place à une teinte pâle, jaunâtre, passe au brun et quelquefois au rouge (fig. 1 et 2). Bientôt après on voit quelques résidus ainsi transformés et rendus complètement méconnaissables, se grouper à plusieurs : ils sont comme refoulés vers certains endroits par le mouvement intérieur du protoplasme, refoulement auquel on peut parfaitement assister. Il arrive aussi de voir que ces détritus sont expulsés par le protoplasme et viennent flotter dans le liquide de l'algue (fig. 1); dans ce cas, la zoospore agit comme une véritable amibe: le protoplasme se retire tout autour de la masse excrémentitielle et l'abandonne sur place. Je parlais tantôt d'une membrane limitant le corps de la zoospore : il va sans dire que j'entends par là une mince couche limite formée au contact du liquide environnant (membrane de contact de Max Schultze). S'il s'agissait, au contraire, d'une membrane proprement dite, il ne pourrait point être question ici d'englobement des chromatophores et de l'expulsion des détritus qui en proviennent.

La nutrition de la zoospore entraîne naturellement un accroissement du protoplasme; aussi l'on voit le diamètre augmenter progressivement et les mouvements de progression diminuer encore d'énergie et de fréquence. C'est surtout à ce moment que le cil disparaît plusieurs fois. Le protoplasme est devenu plus granuleux et il renferme maintenant quelques gouttelettes graisseuses. L'organisme en est arrivé à la transition du stade zoospore à celui d'*amibe :* le cil ne réapparaît plus et la progression provient uniquement des mouvements amiboïdes.

L'amibe (fig. 1, 2, 13 et 14), ainsi que je le disais déjà plus haut, n'a pas de pseudopodes fins d'*Actinophrys*, caractéristiques chez tous les représentants connus du genre *Pseudospora* : seules quelques ondulations pseudopodiformes se produisent à la surface de l'amibe. Celle-ci est même très souvent complètement ramassée sur elle-même, affectant la forme sphérique (fig. 1 et 2) de façon qu'il n'est pas toujours aisé de constater si on a affaire à une zoospore dont le cil est rentré ou à une amibe au repos. La membrane-limite et le protoplasme ne présentent guère de différence d'avec ce qu'ils étaient dans le stade précédent; seules les granulations du dernier sont peut-être plus nombreuses et plus grossières. Le noyau à l'état frais reste presque toujours invisible, caché qu'il est par les granulations et les enclaves du protoplasme : les réactifs peuvent toujours le faire apparaître. Les jeunes amibes peuvent se frôler, se heurter au passage : on les voit alors se moulant l'une sur l'autre, mais dans aucun cas je n'ai observé de fusion; il n'y a donc point de stade plasmodique. Elles continuent à englober et à digérer le contenu de l'algue qui finit par se vider visiblement si le nombre de parasites est quelque peu considérable. Leurs dimensions augmentent progressivement et bientôt on observe des amibes ayant atteint des diamètres doubles, triples et même quadruples. Chez celles-ci, les aliments semblent beaucoup mieux digérés : en effet, leurs détritus passent au brun foncé et même au noir. Ils ne sont plus éparpillés par petits groupes, mais, au contraire, accumulés en une masse informe qui occupe le centre du protoplasme (fig. 2). Celui-ci devient alors le plus souvent très vacuolaire. Les vacuoles sont de dimensions bien différentes qui peuvent varier du simple au triple; j'ai assisté à la contraction de quelques-unes d'entre elles, mais jamais je n'ai pu constater l'existence d'une communication avec l'extérieur. Leur nombre ni leur position ne sont constants et dans aucun cas je n'ai pu découvrir de membrane propre : le protoplasme environnant semble limiter directement le liquide qu'elles contiennent et s'écarter au fur et à mesure qu'elles s'accroissent.

Les mouvements de progression sont devenus très rares, mais l'amiboïdité n'a en rien diminué jusqu'ici. La membrane limite devient maintenant très évidente, et on constate chez elle un acheminement vers le double contour : la phase de repos approche.

Ainsi que je le disais tantôt, il n'y a point de formation plasmodique par fusion ; il n'y a pas davantage de pseudoplasmodie. C'est là un fait caractéristique pour toutes les *Pseudospora* décrites jusqu'aujourd'hui : elles le partagent avec le genre *Diplophysalis* parmi les Pseudosporées. Les grandes masses amiboïdes résultent uniquement de l'accroissement progressif des petites par suite de la nutrition aux dépens du contenu de l'algue.

Après que la membrane a acquis son double contour, on voit encore bien souvent dans son intérieur l'amibe changer de forme et animée de mouvements totaux sur elle-même. Les vacuoles se maintiennent et on peut parfaitement encore observer le déplacement des granulations protoplasmiques. Toutefois les divers mouvements, dont je viens de parler, ralentissent progressivement pour cesser enfin complètement. Alors le protoplasme prend un aspect plus ou moins uniformément granuleux et reste dans cet état pendant un temps plus ou moins long : c'est le *stade de cyste* précédant immédiatement la multiplication.

Les dimensions du *zoocyste* dépendent naturellement de celles de l'amibe dont il dérive ; le diamètre atteint ordinairement de 20 à 25 μ. L'acheminement vers la multiplication devient bientôt manifeste : un fractionnement du protoplasme s'ébauche et devient avec le temps de plus en plus net (fig. 1, 3 et 4). Les fractions du protoplasme sont sphériques, en nombre variable, mais toutes sensiblement de mêmes dimensions, 4 à 5 μ. Quelquefois, par suite de compression mutuelle, leur forme arrondie typique est quelque peu altérée ; une fois la séparation des fragments accomplie, chacun acquiert des mouvements amiboïdes individuels lents, mais parfaitement appréciables. Le reste de la lumière du cyste est occupé par un liquide, et je ne suis pas très éloigné d'admettre que celui-ci provient des vacuoles signalées tantôt dans le protoplasme de la grande amibe.

Si le fractionnement débute le matin, on pourra dans les conditions ordinaires suivre pas à pas avant la fin du jour toutes les phases de développement des zoospores, car ces fragments de protoplasme constituent leur premier stade évolutif : dans le liquide qui les baigne et où elles se meuvent à la façon de jeunes amibes, on voit tout à coup un mouvement que l'on reconnaît aussitôt comme produit par des appendices ciliaires, même avant que l'on ait pu constater l'existence de ceux-ci : mais bientôt ils deviennent manifestes et leurs battements énergiques et fréquents amènent à l'intérieur de la paroi cystique le déplacement rapide des spores. Ce fourmillement peut durer un temps variable. Pendant ces mouvements, la forme générale de la zoospore change : de sphérique qu'elle était, elle devient ovoïde et le cil se trouve à la partie antérieure plus ou moins effilée dont sur certains exemplaires il est manifestement la continuation. Certains de mes dessins (fig. 9) montrent à l'évidence qu'il ne s'agit point d'un organe *implanté* dans le protoplasme, mais d'un simple prolongement de celui-ci, qui, plus agile et plus constant qu'un pseudopode, amène par ses mouvements propres, le déplacement du corps entier.

Les zoospores quittent le cyste sans qu'aucune cause extérieure apparente intervienne. Cette cause doit être exclusivement intérieure. Tout d'un coup, les zoospores sortent sans ordre apparent : une première traverse lentement la paroi en un endroit et grâce à son amiboïdité, elle s'effile aux deux pointes de l'ovoïde, tandis que le cil bat énergiquement l'espace environnant. Une seconde ne suit pas toujours immédiatement ; au contraire, elles continuent toutes leur course rapide à l'intérieur en passant même plusieurs fois chacune devant la brèche faite par la première. Il arrive parfois que des fragments de protoplasme restent à l'intérieur du cyste et n'y manifestent même aucun mouvement : ils ne possèdent pas de cil (fig. 7). Je présume que ce sont des avortons qui, non armés en vue de la lutte pour l'existence, périront sur place. La masse de détritus que j'ai signalée au milieu du protoplasme cystique avant son fractionnement n'a plus subi de changements. Heurtée constamment par les zoospores, elle est parfois refoulée excentriquement. Lors de leur sortie, elles l'abandonnent ainsi que certains autres corps expulsés (fig. 8).

La zoospore libérée commence aussitôt sa vie errante à travers la lumière de l'algue. Son agilité est très grande au début : il faut surtout l'attribuer à la puissance de son cil, véritable flagellum. Mais lentement celui-ci devient beaucoup moins épais pour descendre aux dimensions décrites au début de l'étude de *Pseudospora Benedeni*. Les déplacements diminuent aussi considérablement. L'amiboïdité est très grande pendant tout le stade de zoospore : l'organisme moule son corps sur les obstacles de toute nature qu'il rencontre. Avec le temps la forme ovoïde disparaît pour faire place à la forme sphérique dont j'ai parlé plus haut.

La zoospore peut rester dans le filament d'algue qui l'a vue naître, et le fait d'ordinaire quand la nourriture y est suffisamment abondante. Si, au contraire, cela n'est pas le cas, elle en sortira par un orifice ou l'autre à la recherche d'un terrain plus propice. C'est ainsi que plusieurs fois il m'est arrivé de rencontrer dans un filament sain une seule ou un petit nombre de zoospores ou d'amibes. Comment y avaient-elles pénétré, je l'ignore. Je présume toutefois qu'à l'instar de beaucoup d'autres parasites, elles possèdent un pouvoir dissolvant de la paroi d'algue et qu'elles passent à l'intérieur par l'orifice ainsi pratiqué. Elles n'y pouvaient point être nées puisque pour cela il aurait fallu rencontrer dans le même filament un cyste vide dont elles fussent provenues. Observant ce ou ces parasites ainsi isolés dans une algue saine, je réussissais chaque fois à poursuivre le cycle évolutif complet, parfois de plusieurs générations successives.

Le stade *sporocyste* ne se rencontrait que fort rarement dans mes cultures. J'en ai représenté 3 exemplaires dans les fig. 10, 11 et 12. Voici comment il se produit. Le protoplasme se contracte vivement mais reste régulièrement arrondi ; les détritus sont expulsés et refoulés en même temps contre la paroi qui s'est épaissie légèrement. Une membrane nouvelle se sécréte à la surface du protoplasme qui le plus souvent devient maintenant grossièrement granuleux. Je n'ai pas cherché à déterminer la nature chimique de ces granulations; serait-ce ici, comme chez *Pseudospora parasitica* Cienk., une formation de matériaux graisseux de réserve qui servira plus tard lors de la reprise de l'évolution ?

De tout le temps que j'ai résidé à Naples, et malgré une observation presque continue, je n'ai pas réussi à voir le sporocyste mettre son contenu en liberté.

Pseudospora edax, n. sp.

(Planche III, fig. 23-26.)

Second parasite monadinien de *Cladophora*. Il y est beaucoup moins fréquent que le précédent et je ne l'ai que très rarement rencontré dans le même filament, plus souvent dans des filaments voisins qu'il épuise encore plus complètement. Dans une algue abandonnée par ce parasite, il ne reste d'ordinaire absolument plus rien que des résidus alimentaires. A raison de cette grande voracité, je propose de lui donner le nom spécifique *edax*. Au même titre que le précédent, il appartient à la famille des *Pseudosporées* et au genre *Pseudospora*. J'ai pu observer les stades suivants : *zoospore*, *amibe* (*plasmodie ?*) et *cyste zoosporipare*.

La zoospore en mouvement (fig. 23) est de forme allongée, finement granuleuse et amiboïde à un degré très élevé. Elle traverse le champ du microscope avec une rapidité considérable au point que, pour l'observateur, c'est un travail franchement fatigant de poursuivre un exemplaire pendant un temps un peu long. Contrairement à ce que j'ai pu signaler pour *Ps. Benedeni*, le noyau est bien visible à l'état frais, mais les réactifs viennent naturellement encore mieux révéler sa présence. Comme je ne disposais pas de grossissements suffisants, je n'ai pas été en état d'observer si ce noyau, si distinct à l'état frais, présentait des mouvements amiboïdes, ou non. Sa forme générale était d'ordinaire celle d'un ovoïde allongé. Je n'ai rencontré aucune vacuole pulsatile ; sur certains individus se présentaient au sein du protoplasme de petites lacunes sphériques qui auraient bien pu être des vacuoles. Le protoplasme de la zoospore, disais-je tantôt, est finement granuleux ; c'est le cas général ; cependant il y a des granulations, peu nombreuses il est vrai, mais assez grosses et répandues irrégulièrement dans la masse. Plus d'un exemplaire même était fortement granuleux et j'ai constaté qu'en général les granulations augmentent d'importance avec l'âge de la zoospore. Il est quasi impossible d'y distinguer un hyoloplasme, même en ayant recours à l'action des réactifs : cela semble tenir à l'extrême finesse de la plupart des granulations répandues par tout le corps de la zoospore. Un cil unique long et mince est porté par la partie antérieure ; aucune structure n'y est manifeste : il semble constitué de protoplasme hyalin : aucune démarcation nette ne se montre entre le cil et le corps de l'organisme. Les mouvements du cil ne sont point énergiques, tant s'en faut, bien souvent même il semble ne pas produire le déplacement de la zoospore, mais le diriger simplement. En effet, il arrive que l'organisme, changeant de direction, traîne derrière lui cet organe qui dans ce cas n'exécute aucun mouvement propre et joue plutôt le rôle de gouvernail.

Dans ce stade, de même que dans le suivant, le parasite semble vivre surtout de grains de fécule. Chez aucun exemplaire je n'ai vu à l'intérieur un grain de chlorophylle ou une masse décolorée en provenant. Quand la nourriture manque dans l'habitat, il n'hésite pas à le quitter et à aller chercher ailleurs dans l'eau environnante, un hôte sain que bientôt lui et ses générations ont fini d'épuiser.

La limite extérieure de la zoospore est nette ; il n'y a ici, comme chez le même stade de *Pseudospora Benedeni*, qu'une simple couche-limite qui suffit déjà pour empêcher la fusion de deux individus au contact. Je n'ai jamais vu l'entrée des aliments à l'intérieur de la zoospore, ni la sortie des détritus ; la lumière de l'algue se remplit cependant de ceux-ci qui se présentent sous forme de granulations, bâtonnets, etc. (fig. 24).

La transition au stade amibe s'annonce ici comme chez *Ps. Benedeni*, c'est-à-dire que le corps de la zoospore s'accroît et s'arrondit progressivement, les mouvements se ralentissent et le cil finit par rentrer définitivement.

L'organisme arrivé à ce stade affecte d'ordinaire la forme sphérique, surtout quand il se tient au repos (fig. 25). Ses mouvements, du reste, sont fort peu appréciables, de même que sa progression. Le protoplasme est devenu plus grossièrement granuleux et son aspect général plus sombre ; des sphérules très réfringentes apparaissent les unes après les autres : elles sont de nature graisseuse et proviennent probablement de la digestion. La zone hyaline ne devient manifeste que lors d'un déplacement amiboïde. Il est très peu abondant, mais son existence ne saurait être contestée. Le noyau ne devient généralement bien distinct qu'à la suite de l'action des réactifs : les granulations avec lesquels on pourrait parfois le confondre à un simple examen à l'état frais, le cachent souvent à la vue. Ici comme chez l'amibe du précédent, il n'y a point de ces pseudopodes d'*Actinophrys* hérissant la surface extérieure : les pseudopodes sont rares et très obtus et dans tous les cas ne se maintiennent pas longtemps. Mais, pour les mêmes motifs, malgré cette absence, je n'hésite pas à ranger le parasite en question dans le genre *Pseudospora*. L'accroissement de l'amibe est fort lent et les dimensions ne deviennent jamais considérables : elles atteignent au plus un diamètre double et n'y parviennent même pas dans le cas le plus général.

Leur nombre à l'intérieur du filament d'algue peut devenir très grand et alors plusieurs se touchent et se compriment même mutuellement. Il n'en résulte néanmoins jamais une fusion pas même de pseudoplasmodie. Chacune conserve son individualité propre et poursuit isolément son évolution. J'ai constaté souvent que des amibes de même âge n'en étaient pas toujours au même point de leur cycle : des différences individuelles se manifestent dans chaque série d'observations. L'amibe se nourrit du contenu de l'algue : les grains de chlorophylle digèrent lentement à l'intérieur du protoplasme et leur teinte devient bientôt jaune brunâtre. Les granulations de détritus alimentaires, en grande partie incolores, se groupent d'ordinaire et s'entourent d'une sorte de membrane, ainsi que je le dirai plus loin à propos du cyste zoosporipare.

La progression dans la lumière de l'hôte cesse bientôt complètement ; seuls les mouvements amiboïdes se maintiennent tout en restant très faibles. Pendant tout ce stade, comme pendant le précédent, il ne peut être question que d'une couche limite à la surface du corps de la monadine. En ce moment, apparaît une membrane proprement dite, nette et à double contour ; on peut parfaitement assister à sa formation et à son épaississement progressif. Elle enveloppe complètement le protoplasme qui s'est régulièrement arrondi et qui a conservé son aspect général et ses mouvements propres : le *cyste* en voie de formation. Les résidus alimentaires se sont tous groupés déjà depuis le stade amibe en une sorte de vacuole toujours excentrique et dont les dimensions varient avec leur nombre. Cette vésicule a une paroi propre manifeste et se maintient, ainsi que je le montrerai plus loin, même après que la membrane cystique se sera vidée. Presque toujours les résidus alimentaires étaient incolores (fig. 24 et 25) ; je dois à la vérité de dire que les algues, où j'ai eu l'occasion d'étudier *Ps. edax*, en étaient tellement infectées que les fragments ne contenaient presque plus de chlorophylle et que, par conséquent, il devait se nourrir des autres aliments féculents qui tous sont incolores.

Le cyste est *zoosporipare.* Son protoplasme est devenu d'un aspect plus régulièrement granuleux et a perdu progressivement ses mouvements amiboïdes. Dans certains cas, il remplit avec la vacuole à détritus toute la lumière du cyste; dans d'autres, au contraire, il semble s'être rétracté et s'isoler davantage. Ce sont là encore des différences individuelles qui ne me semblent pas avoir une bien grande importance.

Le protoplasme, venu au repos, ne tarde pas à se diviser. Cette division se fait suivant deux plans diamétraux perpendiculaires entre eux : il en résulte quatre fragments qui, par pression réciproque, conservent, pendant quelque temps, l'aspect de quarts de sphère (fig. 24). Il n'est pas rare de voir la division se faire suivant un seul plan diamétral; il ne se forme ainsi que deux fragments : c'est souvent le cas pour les petits cystes (fig. 24 et 25). Ces fragments manifestent bientôt une amiboïdité propre et acquièrent une forme générale ovoïde; un battement de cils devient évident : les *zoospores* sont formées. Elles se meuvent d'abord d'une façon très lente puis progressivement énergique : elles se heurtent et s'entrecroisent mutuellement à l'intérieur du cyste, se moulent les unes sur les autres, etc. et ce pendant un temps plus ou moins long.

La sortie des zoospores se fait, comme chez *Ps. Benedeni*, sans ordre appréciable. On voit tout à coup, sans cause extérieure apparente, l'une d'elles se frayer un passage à travers la paroi du cyste et en sortir en s'allongeant et s'effilant, grâce à sa grande amiboïdité (fig. 25, *zc*). D'ordinaire, la zoospore, au moment de sa sortie, traîne derrière elle, et ce pendant plusieurs secondes ou même une minute, un appendice sans forme déterminée, amiboïde et qui disparaît par absorption : il semble qu'il s'agit là d'une déformation de la partie postérieure se produisant par l'enserrement entre les bords de la brèche de sortie. Les zoospores se libèrent ainsi toutes successivement et à des intervalles très variables : la paroi cystique reste là abandonnée renfermant encore la vésicule à résidus et parfois quelques fragments également expulsés.

Le *sporocyste* ne m'est point connu à moins que la fig. 25

n'en représente un en *sp.* En effet, il y a là non seulement une paroi optique ordinaire, mais une formation membraneuse nouvelle autour du protoplasme contracté. Quoi qu'il en soit, je n'ai pas réussi à poursuivre pour ce cas unique, une évolution subséquente. Les éléments me manquent donc pour émettre une opinion au sujet de ce stade décrit chez toutes les autres formes du genre *Pseudospora.*

Gymnococcus Cladophorae, n. sp.

(Planche V, fig. 16-20.)

Parmi les nombreux protozoaires parasitant sur *Cladophora gracilis*, il en est un qui attaque particulièrement et de préférence l'article terminal des filaments. Si les conditions sont favorables, il y parcourt complètement son évolution au bout de laquelle il en a totalement détruit le contenu. Les parties atteintes se distinguent déjà à un faible grossissement : elles sont considérablement hypertrophiées et leur belle couleur verte est remplacée par une pâleur dont l'intensité varie avec le degré de destruction. La partie chlorophyllienne et féculente est dévorée lentement et les parties non assimilables sont abandonnées à l'état de masses informes dont la teinte varie du brun clair au noir foncé. Le parasite en question présente des caractères d'une grande netteté ; il appartient aux *Gymnococcacées*, Zopf, genre *Gymnococcus*, Zopf. Je ne l'ai rencontré que sur *Cladophora gracilis* et n'ai pas réussi à le faire changer d'hôte dans mes cultures rendues pauvres en Cladophores, riches, au contraire, en autres algues vertes.

L'observation de l'évolution de ce parasite en chambre humide, exige plusieurs semaines et pendant ce temps-là on voit plusieurs d'une culture dépérir dans ces conditions. Quelques-uns des nombreux essais ont réussi et j'ai eu ainsi, à plusieurs reprises, l'occasion de poursuivre tous les stades successifs de *zoospore, amibe, plasmode, zoocyste.* Les *spores durables* caractéristiques pour les Gymnococcacées me sont inconnues jusqu'à présent.

La *zoospore*, à sa sortie du cyste, se présente sous la forme d'un petit ovoïde, peu réfringent, finement granuleux, amiboïde et muni de 2 cils (fig. 19). Son hyaloplasme n'est pas toujours nettement distinct, mais par une observation continue on découvre son existence particulièrement aux endroits d'implantation des cils. Une vacuole est constante; elle est nettement limitée et ne change guère de position : je n'ai pas non plus constaté qu'elle fût contractile. Les limites de la zoospore sont bien tranchées et les cils implantés asymétriquement : l'un se trouve à l'extrémité du grand axe, le second de l'autre côté est placé plus latéralement (fig. 19). Leur longueur est à peu près la même et sensiblement égale ou un peu supérieure à celle du grand axe (3 à 4 μ). Le premier surtout bat énergiquement le milieu liquide et détermine le déplacement de la zoospore; l'autre m'a semblé beaucoup moins actif dans ce phénomène et entraînée comme un gouvernail. Les déplacements de la zoospore ne sont point énergiques et surtout pas très rapides; on peut en observer se mouvant sur place par saccades pendant des journées entières : les deux cils prennent une part égale à ces mouvements. Les zoospores finissent cependant par se transporter vers un hôte encore intact pour y commencer leur évolution.

Il m'est arrivé une seule fois de constater sur le milieu d'une zoospore un étranglement qui allait en s'accentuant. Le phénomène marchait assez rapidement, déjà les deux moitiés, conservant chacune un cil, s'agitaient isolément et le pont qui les unissait encore allait se rompre, quand par malheur un grand infusoire vint à traverser le champ de vision en cet endroit et entraîna l'objet de cette intéressante observation. Il s'agissait sans aucun doute d'une division de zoospore en deux zoospores-filles, ce qui aurait constitué un chaînon important du cycle évolutif du parasite en question.

Je n'ai jamais réussi à observer la nutrition de la zoospore : ni entrée des aliments, ni sortie des détritus. L'organisme possède à ce stade une amiboïdité suffisante pour permettre de supposer que cette fonction se passe par englobement de substances solides et par abandon de leurs résidus.

Arrivée à un filament à cellule terminale intacte, la zoospore y pénètre (probablement par dissolution de la paroi). Plus rarement elle s'attaque à l'avant-dernière cellule et ce presque uniquement quand la terminale est déjà entamée par un autre individu. Elle perd bientôt ses cils et se transforme ainsi en *amibe* qui aussitôt se met en devoir de dévorer le contenu. Au début, le protoplasme de l'amibe est finement granuleux, tranchant peu, à cause de ce caractère, sur celui de la cellule hospitalière. Ses limites sont assez nettes quoiqu'il ne puisse pas être question de membrane (fig. 17). L'amiboïdité est très prononcée : c'est par englobement que le contenu cellulaire entre dans le corps du parasite. On voit la chlorophylle subir la transformation déjà signalée en masse brunâtre d'abord, foncée et noire ensuite. Le résidu granuleux se groupe d'ordinaire en plusieurs masses que les mouvements du protoplasme entraînent et déplacent. L'amibe ne rampe guère à l'intérieur de l'algue. Si on cesse l'observation pour la reprendre quelques heures après, on la retrouve à la même place; seules les dimensions ont changé : elles se sont accrues parfois d'une façon considérable.

Tantôt une seule amibe parasite dans un article terminal de *Cladophora*; d'autres fois il peut y en avoir deux ou même davantage encore. Dans le premier cas, l'amibe unique se nourrit du contenu de son hôte pour ainsi dire, jusqu'à épuisement complet et forme finalement une amibe considérable, remplissant avec ses détritus toute la lumière cellulaire. Dans le second cas, après digestion des substances nutritives, ou même déjà avant, les parasites qui se sont déjà heurtées mutuellement à plusieurs reprises, finissent par se fusionner en une plasmodie unique, dont les dimensions varient avec celles de la cellule.

Au cours de cet épuisement, les parois s'écartent considérablement dans toutes les directions, de façon à doubler même les dimensions de l'article (fig. 16, 18 et 20).

Pendant cette phase importante, le protoplasme de la Monadine acquiert de fortes granulations de diverse nature et entre autres des corpuscules graisseux. L'hyaloplasme devient de moins en moins distinct (fig. 16). Il ne se produit pas de vacuoles contractiles ou autres, pas plus que chez la jeune amibe. A l'état frais, on ne distingue point de noyau. Comme il était toujours difficile de mener à bien une culture de la monadine en question, je me suis surtout occupé de l'examen à l'état frais et j'ai négligé de vérifier l'existence du noyau au moyen des réactifs microchimiques.

Lentement, mais progressivement, les résidus alimentaires sont refoulés vers le milieu de la cellule où ils se groupent suivant le grand axe (fig. 18, 19 et 20). Leur digestion est achevée : en effet, ils sont devenus d'un brun foncé allant jusqu'au noir. C'est là un indice certain que le protoplasme se prépare à la division ; mais cet état peut durer bien longtemps : ainsi, je l'ai conservé pendant plus d'un mois dans un même article d'algue. Il ne se produit pendant ce laps de temps aucun changement appréciable : détritus, protoplasme et algue conservent leur aspect.

Quand l'époque de la division approche, on voit des groupements se produire à l'intérieur du protoplasme, d'abord d'une façon indécise, bientôt fort nette au contraire. Chaque fraction de protoplasme isolée par suite d'une sorte d'étranglement constitue l'ébauche d'un *cyste zoosporipare.* Le nombre de ceux-ci varie avec les dimensions qu'a pu acquérir l'amibe ou la plasmodie ; leur diamètre et leur forme sont également sujets à des variations. J'en ai observé de 5 μ, de 11 μ et de 12 μ ; ils sont presque tous parfaitement sphériques (fig. 18 et 19), mais peuvent se déformer et devenir angulaires par pression mutuelle : il y en a même de fusiformes (fig. 20). Le cyste n'est formé qu'après que s'est produite la membrane à double contour. Le protoplasme y renfermé ne présente rien de bien particulier : il est grossièrement granuleux et renferme quelques globules graisseux. Sous ce rapport, deux cystes voisins ne sont pas toujours complètement identiques : on constate des différences individuelles qui me semblent cependant toutes d'importance secondaire.

Le protoplasme ainsi fractionné semble entré dans une phase de repos. En effet, cet état, qui ne présente rien de bien saillant et qui surtout ne subit aucun changement, peut durer pendant un temps plus ou moins long, des semaines, même un ou deux mois. A des époques donc variables, le contenu cystique se fractionne à son tour en un nombre plus ou moins grand de parties sphériques où un mouvement amiboïde individuel ne tarde pas à apparaître ; chaque fraction s'individualise : la *zoospore* se forme ; il ne lui manque plus que les cils qui se dessinent pour ainsi dire à la même époque chez tous les individus d'un même cyste. Aussitôt commence à l'intérieur le fourmillement caractéristique de zoospores enfermées, fourmillement qui peut durer *plusieurs jours*. Il ne se fait jamais que les cystes provenant d'une même plasmodie arrivent tous en même temps à ce stade : le plus souvent les zoospores ont déjà quitté tel cyste, alors que dans tel autre, le protoplasme ne s'est même pas encore fractionné.

Quand le mouvement des zoospores à l'intérieur de la capsule cystique a duré ainsi quelque temps, il se produit tout à coup en un point une rupture par laquelle elles sortent les unes après les autres, mais sans ordre apparent. Quelques-unes y restent encore longtemps après les autres, même deux ou trois jours. Une fois libérée, la zoospore ne quitte pas immédiatement l'algue : elle peut y rester longtemps encore.

La cellule hospitalière est complètement détruite. Ses voisines, au contraire, continuent à vivre sans avoir subi aucun dommage. J'ai rencontré un seul cas où l'avant-dernière cellule était attaquée par une amibe, ainsi que la terminale qui en logeait deux. Les cystes abandonnés restent dans la cellule. Il n'est pas rare de voir qu'ils renferment encore après plusieurs jours, des zoospores en mouvement à côté de fragments amorphes de protoplasme. Il s'agissait ici de nouveau de zoospores non complètement formées.

Gymnococcus Gomphonemarum, n. sp.

(Planche IV, fig. 22-29.)

Focke a signalé dans certaines diatomées des corpuscules particuliers, que, sans les étudier davantage, il considérait comme des organes de multiplication (¹). Pfitzner (²), en 1870, découvrit que, sur certaines formes de Baccilariées, ces corpuscules représentaient un stade évolutif d'un parasite qu'il nomma *Padochytrium*. En 1871, le professeur Walz (³) décrivit chez des diatomées la formation de zoospores qu'il soupçonnait avoir été considérées par des naturalistes comme des parasites. Zopf (⁴), reprenant ce sujet d'une importance biologique capitale, trouva chez des diatomées telles que *Synedra*, *Pinnularia*, *Cocconema*, *Surirella*, *Gomphonema*, un parasite qu'il a nommé *Gymnococcus Fockei* et dont il a pu poursuivre tout le cycle évolutif. Plus tard, il en découvrit un autre, *G. perniciosus*, dans des cellules de cladophora, et un troisième, *G. spermophilus*, dans les spores d'une algue du genré *Cylindrospermum*.

J'ai eu l'occasion de m'occuper d'un sujet analogue : il s'agit d'une monadine parasitant à l'intérieur d'une *Gomphonema* où elle parcourt le cycle suivant : *zoospore*, *amibe*, *zoocyste*. Il n'y a pas de doute possible au sujet de la nature de cet organisme et dans aucun cas il n'y a moyen de le confondre avec un mode de reproduction de la diatomée.

L'*amibe* a des dimensions qui varient d'un individu à l'autre et également avec l'âge. Son protoplasme est primitivement très finement granuleux, assez homogène. On la distingue néanmoins parfois très difficilement dans le protoplasme de la diatomée. On la retrouve plus aisément quand elle s'est déjà nourrie du contenu de son hôte. En effet, elle dévore assez rapidement l'endochrome dont elle transforme les parties non assimilables en des masses d'un brun rougeâtre (fig. 22 à 29). Ces masses, comme toujours, se groupent pour en former de plus grosses. Quelques granulations protoplasmiques deviennent plus volumineuses avec le temps. Jamais je n'ai constaté la présence de vacuoles soit contractiles, soit autres. Les réactifs semblent affectionner plus particulièrement certaines granulations plus

---

(¹) *Physiologische Studien*, Band 2.

(²) *Verhandl. d. naturh. Ver. Pr. Rhein.* Westphalen, s. 62.

(³) *Russ. naturf. Ver.* Kiew.

(⁴) *Zur Morphologie und Biologie der niederen Pilzthiere.* Leipzig, 1885.

fortes que les autres; sont-ce des noyaux multiples? A l'état frais, on ne distingue point de noyau. Pendant les mouvements (reptation lente), on peut parfaitement distinguer un hyaloplasme (fig. 22 et 24). L'amibe abandonne les granulations de détritus pendant qu'elle se déplace : le protoplasme se retire tout autour; d'autres fois, on peut voir une véritable expulsion effectuée avec une certaine force. A ce stade, différents individus peuvent se frôler, se heurter, sans se fusionner : ils se moulent l'un sur l'autre comme sur un autre obstacle rencontré en chemin; d'autres fois, au contraire, ils se fusionnent jusqu'à former de très grandes plasmodies (fig. 24 et 26). S'il n'y a qu'une seule amibe dans une *Gomphonema*, elle se nourrit et grandit jusqu'à atteindre des dimensions égales à celles d'une plasmodie. D'un autre côté, dans une même diatomée, il peut se former deux plasmodies séparées (fig. 27) qui pourront évoluer plus tard chacune séparément (fig. 29).

Quand tout le contenu de l'algue est devenu la proie du parasite, celui-ci roule son protoplasme en boule qui n'en continue pas moins la digestion. Celle-ci avance avec la transformation de la teinte de l'endochrome avalé et on peut la considérer comme achevée quand cette teinte est devenue d'un brun très foncé, presque rouge. Dans ce cas, on assiste presque toujours immédiatement à l'expulsion des résidus alimentaires; le protoplasme se contracte et on voit se former lentement à sa surface une membrane à double contour (fig. 24 et 28).

Cet état de choses peut durer plus ou moins longtemps. La phase suivante s'annonce par un fractionnement du contenu protoplasmique. Nous avons donc un *cyste*. Sa forme et ses dimensions sont variables avec celles de l'hôte. Il peut mesurer jusque 20 μ de diamètre; d'ordinaire sphérique et complètement dégagé de toutes parts, il peut aussi être enserré entre les valves de la diatomée (fig. 29).

Les fragments provenant de la division du protoplasme ne tardent pas à s'individualiser et à s'arrondir : ils sont disposés très régulièrement d'une façon concentrique; leur nombre est très variable (fig. 25 et 29) avec les dimensions du cyste.

Celui-ci est un *zoocyste* dont on obtient les spores ordinairement endéans les 24 heures. Celles-ci sont sphériques, nucléées, munies d'un cil et manifestent bientôt, par leur fourmillement à l'intérieur du cyste, leur intention de quitter. A un moment donné se produit une brèche par où s'effectuera leur sortie. Quelquefois le lendemain du jour où j'avais observé le commencement de la sortie, j'en trouvais encore errant dans le cyste. Il en est même qui ne quittent jamais et qui meurent sur place : ce sont probablement des avortons.

La zoospore après sa sortie du cyste ne quitte pas toujours immédiatement la diatomée. Quelquefois elle y nage encore assez longtemps battant l'eau énergiquement de son cil. Les valves de l'hôte, ordinairement endommagées, ne lui offrent pas de résistance et elle trouve plus d'une brèche pour se lancer au large. Arrivée dans l'eau extérieure, elle y erre à la recherche d'une victime. J'ignore de quelle façon elle pénètre dans une *Gomphonema* encore intacte : jamais, en effet, je n'ai pu l'observer. Ce détail ne présente pas un intérêt bien grand au point de vue biologique. J'ai plus d'une fois rencontré des zoospores de *Gymnococcus Gomphonemarum* à l'intérieur de diatomées et je me suis plutôt inquiété de leur évolution. Elle se nourrit de l'endochrome de la diatomée qu'elle digère tout comme les autres stades ; elle expulse aussi les détritus. Le parasite, néanmoins, une fois pénétré ne reste pas longtemps à l'état de zoospore : les déplacements qui n'étaient déjà plus très rapides, s'affaiblissent encore ; l'amiboïdité augmente, tandis que le cil ne tarde pas à disparaître par résorption : le parasite passe à la phase suivante, celle d'amibe, par laquelle j'ai commencé la description de son évolution.

De même que pour le précédent, je n'ai pas eu l'occasion d'étudier la spore de conservation.

Quant à la place qui lui revient dans la systématique, d'après tout ce que je viens d'exposer, elle est marquée dans la famille des *Gymnococcacées*, genre *Gymnococcus*. Vu son habitat, je propose pour lui le nom spécifique de *Gomphonemarum*.

Gymnococcus Bryopsidis.

(Planche III, figures 27 et 28.)

Monadine parasitaire relativement rare de *Bryopsis plumosa ;* j'en ai pu observer 3 stades dans l'ordre suivant : l'*amibe*, le *zoocyste* et la *zoospore.*

L'*amibe* se présente sous la forme d'une masse protoplasmique de dimensions et d'aspect très divers (fig. 28) : sphérique ou ovoïde d'une façon générale, elle s'étire, se rétrécit, se moule sur les obstacles, etc., de façon à acquérir les formes les plus changeantes. Son protoplasme sombre, granuleux au centre, plus hyalin vers les bords, tranche nettement sur celui de l'hôte. Il y a presque toujours des granulations graisseuses qui ne se produisent cependant que vers l'âge mûr, c'est-à-dire vers l'époque de la multiplication ; une ou deux vacuoles se tiennent le plus souvent dans la partie granuleuse. Les limites extérieures de l'amibe sont très nettes, mais on ne saurait y distinguer de membrane. L'organisme se nourrit aux dépens du contenu de la plante hospitalière et probablement uniquement du protoplasme, car je n'ai jamais assisté à l'englobement de parties chlorophylliennes et à leur digestion ultérieure. Son accroissement ne se fait que d'une manière bien lente et dure parfois plusieurs jours. Arrivé à une certaine limite, cet accroissement cesse tandis que l'amibe continue sa progression ou mieux sa reptation dans la lumière de la cellule hospitalière. A un moment donné, elle s'arrête, se roule en boule et se couvre lentement d'une mince membrane : elle se transforme en *cyste.* Le protoplasme n'a guère subi de changements à part l'acquisition de granulations graisseuses très réfringentes vers la fin du stade précédent.

Quelque temps après l'apparition de la membrane cystique, le protoplasme devient très vacuolaire (fig. 27). Les vacuoles diffèrent beaucoup entre elles : il y en a de 5 à 10 μ de diamètre, elles ne sont pas pulsatiles et sont déplacées dans leur ensemble grâce aux mouvements du protoplasme lui-même. Pendant leur déplacement, il n'est pas rare de voir leur forme s'altérer.

L'état enkysté peut durer un temps très variable, mais le plus souvent endéans des 24 heures déjà, la segmentation s'annonce par un groupement du protoplasme en autant de points qu'il se formera de zoospores : ce nombre dépend des dimensions acquises par le cyste lui-même. Les fragments de protoplasme ne tardent pas à acquérir leur cil : le fourmillement caractéristique apparaît immédiatement et annonce l'évacuation prochaine du cyste.

La *zoospore* au moment de sa sortie est légèrement ovale, manifestement nucléée (on s'en assure facilement même à l'état frais) et d'ordinaire pourvue d'une vacuole. Son protoplasme, de même que celui de l'amibe et du cyste, est sombre et finement granuleux. Le cil est implanté à l'une des extrémités du grand axe et peut atteindre la longueur de celui-ci, c'est-à-dire environ 10 μ. Les mouvements de progression sont relativement lents quoique le cil batte énergiquement le milieu. La surface du corps n'est point protégée par une membrane et conserve une grande amiboïdité. Toutes les zoospores quittent successivement le cyste dont bientôt il ne reste plus que la paroi. Elles n'abandonnent pas toujours immédiatement l'hôte, et quand elles le font, c'est que la paroi est trouée ou que la nourriture manque. D'ordinaire, elles pérégrinent, vont et viennent dans tous les sens pendant un temps plus ou moins long sur un espace relativement restreint, se heurtant aux obstacles, se bousculant entre elles, etc. La plante hospitalière n'étant qu'une immense cellule, les zoospores trouveront plus loin de quoi pourvoir à leur subsistance et à leur évolution ultérieure. Après quelque temps, en effet, on les trouve répandues dans différents rameaux où elles vont à leur tour porter la dévastation et où, s'agrandissant puis perdant leur cil, elles se transformeront en amibes pour donner ensuite le jour à une génération nouvelle.

La Monadine en question est donc une *zoosporée* ; elle s'écarte de la famille des *Pseudosporées* en ce que les détritus de la digestion quittent le corps avant la formation du cyste, et elle se rapproche par là des *Gymnococcacées* dont un caractère essentiel cependant, la formation de spores de conservation à nu, n'a pas été constaté chez elle. Je propose provisoirement l'appellation *Gymnococcus Bryopsidis* en attendant que lors d'un séjour que je compte faire sur la côte occidentale de la France, je puisse reprendre la question et la mener à bien.

Gymnococcus Licmophorae, n. sp.

(Planche IV, fig. 14—21 et 30—35.)

Cette monadine se rencontre parfois en grande quantité chez certaines baccilariées, telles que *Gomphonema* et surtout *Licmophora*. Les stades observés sont : la *zoospore*, l'*amibe* et le (*zoo ?-*) *cyste*. Elle se nourrit de l'endochrome de ces algues et elle rend ses résidus alimentaires sous formes de balles ou de granulations brunâtres.

La *zoospore* est d'ordinaire de forme ovoïde et ne possède qu'un cil unique porté à l'une des extrémités du grand axe (fig. 14, 16 et 17). Il peut atteindre une longueur de 7—8 μ ; il est assez puissant et va en s'effilant depuis la base jusqu'à l'extrémité. Jamais je ne l'ai vu disparaître pour réapparaître après. Ses battements énergiques déterminent les mouvements saccadés et rapides et la progression, jamais très considérable, de la zoospore. Celle-ci est nettement limitée, amiboïde et nucléée et, pendant ses mouvements, on peut distinguer un hyaloplasma sur les bords (fig. 14 et 16). Le plasma granuleux est très sombre et renferme d'ordinaire beaucoup de granulations endochromiques qu'elle digère lentement.

Il y a presque toujours une vacuole qui, de même que le noyau, est souvent soustrait à la vue, grâce aux granulations et enclaves du protoplasme. Les résidus alimentaires, réunis en des amas parfois considérables, d'autres fois restés à l'état poussiéreux, sont expulsés et vont nager dans le liquide ambiant : il ne peut donc ici non plus être question d'une véritable membrane, mais uniquement d'une couche limite. Bientôt, les battements du cil diminuent et il rentre par absorption dans le protoplasme de la zoospore : l'*amibe* s'est formée sans que tous les détritus formés pendant le stade précédent soient expulsés.

La zoospore grandit assez rapidement; ses dimensions peuvent devenir 2 — 2 1/2 fois plus grandes.

La vacuole a considérablement augmenté de volume et est restée contractile comme chez la zoospore (fig. 14). Quand elle se contracte, son contenu est expulsé et le corps de l'amibe s'affaisse jusqu'à devenir d'un tiers moindre (fig. 15). L'amibe à l'état de repos est parfaitement sphérique et ne montre en aucun de ses points du plasma hyalin; celui-ci apparaît, au contraire, pendant qu'elle rampe : alors les pseudopodes sont ordinairement obtus et les mouvements lents. Parfois, cependant, il se produit un prolongement plus fin, mais qui ne tarde pas à grossir aux dépens du protoplasme affluent. Le noyau reste presque toujours masqué par les fortes granulations du protoplasme et par les nombreuses enclaves que celui-ci peut renfermer. L'endochrome de la plante hospitalière est englobé par fragments et y digère plus ou moins rapidement; les détritus, comme toujours, sont expulsés : à cet effet, le protoplasme les abandonne tout autour et semble s'ouvrir pour leur livrer passage (fig. 32). Ces détritus finissent par obstruer la lumière de la diatomée (fig. 18). Quand il n'y a eu qu'une seule zoospore, il n'y a non plus qu'une seule amibe qui, une fois rassasiée, arrondit sa surface et reste au repos (fig. 20). Il arrive aussi qu'une zoospore s'attaque à une diatomée presqu'épuisée ; dans ce cas, elle et l'amibe à laquelle elle donne lieu, dévoreront ce qui reste encore (fig. 21). Il se peut aussi qu'une amibe quitte la Licmophore quand celle-ci est complètement épuisée et se rend vers une autre pour y parachever son alimentation (fig. 19 et 30). Arrivée au repos, l'amibe peut conserver sa vacuole ou non. Dans tous les cas, elle finit par s'arrondir complètement et sécrète à sa surface une mince membrane protectrice après avoir manifesté encore quelques mouvements amiboïdes (fig. 32 à 35) et avoir expulsé tout ou partie de ses résidus alimentaires. J'ai tout lieu de croire qu'il s'est formé ainsi un *cyste* qui semble devoir être *zoosporipare*. Toutefois, je n'ai jamais réussi à voir éclore ces masses arrondies qui, sans doute, constituaient un stade de multiplication. Quoi qu'il en soit, j'ai cru utile de signaler également ces résultats incomplets pour que d'autres plus heureux puissent les reprendre et les continuer.

Ectobiella Plateaui, n. g. n. sp.

(Planche IV, fig. 1-13.)

Dès les premiers jours de ma résidence à Naples, je me suis procuré une grande quantité de diatomées, surtout des *Licmophora* qui me semblaient particulièrement favorables à l'étude du parasitisme. Ce genre, en effet, est très répandu dans le Golfe où il couvre de grandes surfaces rocheuses sous-marines et les individus peuvent atteindre des dimensions assez considérables. Il est rare de rencontrer un pied qui ne porte un ou deux individus lacérés et dont l'endochrome a disparu ou est remplacé par des masses brunes rougeâtres représentant les résidus alimentaires d'un parasite. Il arrivera, mais moins souvent, que l'on parcourra toute une préparation et plus d'une sans faire un pas dans la voie de la découverte de l'évolution de ce parasite; d'autres fois, au contraire, une seule préparation y suffira. Ainsi, quoique dès mon arrivée j'eusse installé des cultures, ce n'est que vers le terme de ma mission que j'ai pu recueillir les données suivantes.

Un organisme bicilié, que les recherches ultérieures ont démontré être une *zoospore*, pérégrine entre les diatomées avec une rapidité plus ou moins grande. Il est pyriforme et porte ses deux cils implantés à sa partie gonflée, tantôt dans une sorte d'enfoncement (fig. 1'), tantôt comme sur une proéminence (fig. 1). Ces deux cils sont sensiblement de même longueur et se recourbent au repos, de façon à s'éloigner depuis leur implantation commune. La partie effilée de la zoospore ne porte point d'appendice et semble complètement passive dans les déplacements de la zoospore. Celle-ci est nettement limitée à la surface extérieure et accuse parfois des mouvements amiboïdes très appréciables. Le protoplasme est finement granuleux, surtout vers le centre; il est plus hyalin sur les bords. Des vacuoles, presque toujours au nombre de deux, se maintiennent d'ordinaire en place et je n'ai pas pu remarquer qu'elles fussent contractiles. La zoospore est nucléée, ce dont on ne peut s'assurer que par l'action des réactifs.

A ce stade, l'animal ne semble guère s'inquiéter des nombreuses diatomées au milieu desquelles il vit. Il passe et repasse pendant bien longtemps d'un groupe à l'autre sans s'attaquer à aucun d'eux; d'autres fois il s'arrête sur un individu, la pointe effilée appliquée sur la valve, mais bientôt il reprend sa course. Cependant, on ne voit s'accomplir en lui aucun changement appréciable : ses deux cils se maintiennent battant l'eau toujours avec la même énergie; le protoplasme conserve son aspect finement granuleux et les vacuoles n'ont point augmenté de dimensions. On peut, après une observation parfois très longue, voir qu'une zoospore se fixe définitivement contre la valve de la diatomée (fig. 2). Alors les cils rentrent avec une rapidité très variable : le protozoaire vient d'entrer dans la phase *amibe*. Ceci devient bientôt manifeste : il pousse à travers la capsule silicique un prolongement pseudopodiforme d'abord mince puis beaucoup plus épais. Y a-t-il là une dissolution de la paroi ou bien le prolongement passe-t-il à travers un des nombreux pores qu'il agrandit après? Dès que le pseudopode a pénétré (fig. 2), le contenu de la diatomée est régulièrement et uniformément repoussé en cet endroit. Le corps du parasite reste à l'extérieur de la *Licmophora*, tandis que le pseudopode se forme et s'agrandit à ses dépens : il s'étend en forme de faux ou en forme de T (fig. 3 et 11) à son extrémité. Après une demi-heure, ou moins encore, on constate déjà les ravages qu'il exerce à l'intérieur du corps de la diatomée. A sa surface et tout autour on voit le contenu endochromique se creuser davantage et les résidus alimentaires s'accumuler et se grouper de façon à former des masses quelquefois considérables (fig. 3, 4 et 5). Cependant le corps de l'amibe et le pseudopode s'accroissent progressivement; leur protoplasme à tous deux devient grossièrement granuleux et sur beaucoup d'exemplaires on voit les vacuoles augmenter en dimensions et parfois en nombre.

A un très fort grossissement, on distingue un courant finement granuleux du pseudopode au corps de l'amibe ; ce sont là naturellement des produits assimilables de la digestion, mais je n'ai pu observer qu'ils fussent englobés par le pseudopode, ils y entrent probablement par une sorte de diffusion. Voici donc un exemple de *digestion à la surface même de l'organisme.* Son protoplasme doit posséder, tout au moins dans la partie pseudopodique, une propriété dissolvante. Je puis certifier de la façon la plus formelle, que jamais je n'ai constaté la *préhension* d'une parcelle d'endochrome par le pseudopode, son transport *vers* et sa digestion ultérieure *dans* le corps, ainsi que cela se fait chez toutes les monadines décrites jusqu'à présent. Nécessairement les détritus ne sont pas refoulés après l'assimilation des parties nutritives, elles sont formées et abandonnées sur place. Cependant la destruction de la diatomée continue et l'excavation creusée dans son contenu augmente toujours (fig. 3, 4 et 5). A un moment donné, le pseudopode constamment agrandi, diminue tout à coup : il rentre dans l'amibe et abandonne dans la valve, les masses de détritus groupés dans une sorte de vésicule qui, déjà apparente auparavant, est devenue parfaitement manifeste (fig. 4 à 8 et 12). Cette vésicule affecte une forme ordinairement ovoïde et prend des dimensions variables d'après la quantité et la grosseur des résidus alimentaires. Dans une *Licmophora* épuisée par 3 individus, j'ai rencontré 3 de ces vésicules avec leur contenu caractéristique (fig. 13) ; 2 dans une autre (fig. 12) (¹).

Ainsi que je le disais tantôt, l'amibe a vu augmenter considérablement ses dimensions pendant la nutrition et surtout quand le pseudopode, déjà grand par lui-même, y est rentré. Le protoplasme tout en conservant sa partie hyaline s'est chargé de granulations très grossières (fig. 6, 7, 8, 9 et 10). Les vacuoles devenues assez nombreuses peuvent se fusionner jusqu'à en former une seule ou deux volumineuses. Pendant quelque temps encore, le parasite reste en place, contre la paroi

---

(¹) W. Wahrlich signale le refoulement de substances nutritives à l'intérieur d'une vésicule centrale chez une Vampyrella (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft.* Jahrg. 7, Heft 7, 1 Juli 1889). J'y reviendrai dans mes *conclusions générales.*

de son hôte et y manifeste des mouvements amiboïdes : c'est ainsi qu'il se forme un ou deux pseudopodes hyalins (fig. 7 et 8) ; ceux-ci se meuvent lentement, augmentent, diminuent, rentrent et sortent de nouveau pour rentrer enfin définitivement. Ensuite l'amibe quitte son emplacement pour aller errer dans le milieu ambiant. Pendant ce temps, je n'ai jamais pu constater de contraction des vacuoles.

Bientôt le parasite s'arrête, et après avoir encore présenté quelques déformations amiboïdes, il s'entoure d'une membrane très évidente. Il a repris sa forme ovoïde qu'il ne quitte plus. Je suppose qu'il est entré ainsi dans une phase de repos précédant la multiplication : soit donc ou un *zoocyste*, ou un *sporocyste* dont proviendra la zoospore d'une génération nouvelle. Je dois le reconnaître, je n'ai pas réussi à poursuivre l'évolution de ce stade, mais d'après ce qui précède, je suis certainement autorisé à faire cette hypothèse qui même me semble s'imposer.

Je connais donc pour le parasite en question : 1° la zoospore, 2° l'amibe, 3° un stade de repos précédant la multiplication. Il s'ensuit qu'il trouve sa place systématique parmi les *Monadines zoosporées*. De l'ensemble des caractères, il résulte qu'on ne pourrait le classer dans aucune des 3 familles *Pseudosporées*, *Gymnococcacées* et *Plasmodiophorées;* tout au moins, ce que j'en connais ne permet pas une classification déterminée. A raison de son mode spécial et caractéristique de nutrition, il me semble utile de créer un genre nouveau. Comme le corps de l'amibe reste à l'extérieur de l'hôte et qu'elle digère ses aliments à la surface, ce qui constitue deux particularités dont une nouvelle parmi les monadines zoosporées, je propose de lui donner le nom générique d'*Ectobiella*. Quant au nom spécifique, j'ai choisi celui de *Plateaui* comme hommage d'estime à mon ancien professeur M. Félix Plateau.

Aphelidium lacerans, n. sp.

(Planche V, fig 28 à 32.)

Sur *Ulva lactuca* se présentent souvent des cellules complètement vides, ou ne renfermant plus que des restes informes d'une couleur jaune brunâtre. Les parois sont fortement écartées et d'ordinaire lacérées. A première vue déjà on reconnaît qu'il s'agit d'une destruction causée par un parasite. Aussi ayant installé des cultures je ne fus pas longtemps sans voir mon idée se confirmer.

Une zoospore très caractéristique se rencontrait beaucoup pérégrinant à la surface de l'algue ; quelques cellules en renfermaient une ou même deux. Les observant pendant quelque temps je voyais qu'elles s'attaquaient aux chromatophores dont elles s'emparaient à la façon des amibes, c'est-à-dire par englobement. Un cil unique implanté à la partie antérieure produit le déplacement assez lent de la zoospore entre les grains de chlorophylle (fig. 28). Le corps de l'organisme est allongé, nettement limité à l'extérieur; une couche-limite en recouvre la surface. Le protoplasme est très réfringent et tranche nettement sur celui de la cellule hospitalière (fig. 29) : on y distingue une partie hyaline sur les bords et une partie granuleuse plus centrale ; il renferme encore une certaine quantité de fragments chlorophylliens tout ou partie digérés et qui lui ont communiqué une légère coloration plus ou moins verdâtre. Quelques granulations graisseuses font lentement leur apparition. Jamais dans ce stade je n'ai constaté la présence d'une vacuole pulsatile ou autre. Un noyau devient manifeste après l'action des matières colorantes. De temps en temps on voit que le parasite expulse de son corps quelques résidus alimentaires à l'état de grosses masses compactes ou de minces granulations. Cette alimentation amène naturellement un accroissement de la zoospore dont les mouvements aussi commencent à ralentir.

Après que le cil a disparu par absorption, l'*amibe* est formée. Dans ce second stade, les principaux caractères structuraux se sont maintenus (fig. 29) : amiboïdité, plasmas granuleux et hyalin, noyau, granulations graisseuses ; le plus souvent une vacuole s'est formée, mais ne se contracte point. L'amibe se nourrit très activement et a bientôt fini d'englober tous les chromatophores encore intacts. Elle s'accroît rapidement et remplit bientôt toute la lumière de la cellule. Elle manifeste une grande amiboïdité et son aspect change constamment. Au fur et à mesure qu'avance la digestion, les détritus sont expulsés de son corps mais ne quittent pas la cellule de l'algue : la coloration que j'ai décrite chez la zoospore n'était qu'apparente ; en effet, l'aspect nacré du protoplasme revient progressivement à mesure que les détritus disparaissent. Enfin on constate que les parois de la cellule hospitalière s'écartent et se froissent : elle est épuisée et morte. Après une amiboïdité très franche et dont la durée peut varier considérablement, le parasite prépare manifestement une phase nouvelle : il y a repos absolu ; seules les granulations protoplasmiques trahissent encore une certaine activité à l'intérieur du corps. Sans se munir d'une membrane, le protoplasme commence à se fractionner, d'ordinaire en 8 parties. Ce fractionnement s'annonce par des étranglements régulièrement espacés et qui se parachevant forment des masses sphériques de protoplasme. Dans chacune de celles-ci, apparaît un mouvement amiboïde propre, jusqu'à ce qu'enfin toutes acquièrent un cil, né manifestement du protoplasme. Cependant il n'est pas rare que le cil se forme assez lentement ; mais comme à cet état primitif acilié l'organisme ne semble que traverser une période d'attente, je ne crois pas qu'il faille y voir un stade *amibe* précédant celui de zoospore. Je n'ai pas observé de stade de conservation.

Quant à la place systématique qui revient à ce parasite, il me semble réunir les caractères du genre *Aphelidium*, Zopf, dans la famille des *Gymnococcacées*. Comme son parasitisme entraîne le déchirement de la cellule hospitalière, je lui ai donné le nom spécifique de *A. lacerans*.

II. — MONADINES AZOOSPORÉES.

Leptophrys villosa, n. sp.

(Planche III, fig. 14-22)

Ce parasite se rencontrait en assez grandes quantités dans mes cultures de diatomées et dans les impuretés recouvrant des plantes aquatiques, surtout *Palmophyllum crassum*, et ses caractères étaient d'une netteté telle qu'il n'y avait pas lieu d'hésiter sur sa nouveauté. C'est une amibe appartenant au genre *Leptophrys* (Hertwig et Lesser) (¹) ; je lui ai donné le nom spécifique de *Villosa* à raison d'une houppe de fins pseudopodes qu'elle traîne derrière elle (fig. 14′ et 15, *vh*). Après avoir exposé ce que je connais de son évolution je la rapprocherai de formes analogues décrites par d'autres auteurs et motiverai l'appellation nouvelle.

Leptophrys villosa peut atteindre des dimensions parfois considérables ; d'autres fois, au contraire, elle est plus petite. Elle a d'ordinaire une teinte rosée, sujette à beaucoup de variations toutefois, tantôt pâle, tantôt plus foncée. Il n'est pas rare de rencontrer des exemplaires, surtout des jeunes, absolument incolores. La coloration, quand elle existe, provient, ainsi que pour beaucoup d'autres Monadines, de la digestion des substances nutritives empruntées aux algues et aux diatomées.

Les pseudopodes sont très obtus et se produisent un peu sur tout le pourtour de l'amibe et entraînent des courants de granulations dans toutes les directions. Jamais je n'ai constaté la présence de pseudopodes fins tels que ceux décrits pour *Leptophrys vorax*, Cienk.

L'existence d'un hyaloplasma est absolument évidente : il se manifeste sur toute la surface aux endroits où s'ébauche un pseudopode et sa largeur peut devenir parfois considérable (fig. 14′ et 15). Les granulations du plasma granuleux s'y précipitent bientôt et le font aussitôt disparaître à l'œil de l'observateur.

De fins pseudopodes disposés en houppe et traînés à la partie postérieure, restent hyalins ; ils sont mobiles et rétractiles chacun isolément. Au lieu d'une seule houppe, on en trouve parfois deux coiffant chacune un lobopode non encore rentré. L'étendue couverte par ces villosités protoplasmatiques varie constamment sur un même individu de même que leur nombre, leurs dimensions, etc., elles sont toutefois assez constantes chez

---

(¹) *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehenden Organismen*, A. f. m. A. B. X.

L. Villosa en mouvement. Cependant on rencontre parfois des exemplaires qui momentanément en sont privés, mais par une observation continue on finit par les voir apparaître. Elles m'ont semblé naître aux dépens de pseudopodes obtus dont les parties rentrent irrégulièrement; elles-mêmes ne disparaissent pas toutes en même temps mais séparément et sont bientôt remplacées par d'autres, nouvelles. Je ne pourrais donner aucun détail décisif quant à leur rôle, mais il me serait impossible d'admettre, comme Wallich l'a fait pour une autre forme, qu'elles servent de point d'appui à l'amibe en mouvement. Elles me semblent, au contraire, jouer un rôle absolument passif : jamais je ne les ai vues contribuer soit aux mouvements de progression, soit à la préhension d'aliments.

L'aspect général du protoplasme est vacuolaire et il est absolument nu; seule une membrane de contact peut exister, ou plutôt se forme et se reforme constamment au fur et à mesure que change la surface même, c'est-à-dire pendant tout le temps du déplacement. Ce qui à l'intérieur en impose pour des vacuoles, sont les nombreuses granulations paramyliques (fig. 14', 15 et 16). Elles sont absolument constantes et le protoplasme dans lequel elles baignent, s'est réduit à des filaments épais ou ténus qui les enserrent : il forme comme un réseau dont les mailles seraient occupées par les granulations de paramylum. La forme de celles-ci est sphérique, mais elle varie considérablement par suite de compression mutuelle; leur nombre aussi est variable avec les individus et avec la taille. Les réactions chimiques sont absolument caractéristiques : l'acide sulfurique concentré et la potasse caustique à 10 % les dissolvent instantanément; l'iodure de potassium iodé et la solution de chlorure de zinc iodé ne les colorent que faiblement. Par pression exercée sur le couvre-objet d'une préparation fraîche, on écrase l'amibe et son contenu s'écoule dans le milieu où on peut alors poursuivre l'étude de la structure de ces granulations.

Le protoplasme lui-même renferme dans sa partie granuleuse, des corpuscules graisseux de dimensions très variables; les granulations protoplasmiques sont dans le même cas. Une vacuole peut exister ou non : elle atteint parfois un diamètre considérable. Je n'ai pas réussi à y découvrir une membrane et jamais je n'ai assisté à une contraction. Sa situation dans le corps de l'amibe est assez constante : elle se tient presque toujours dans le voisinage de la surface (fig. 15 et 16, *v*).

A l'état frais on ne distingue pas de noyau et j'avoue avoir négligé les réactions chimiques afin de déceler sa présence. Il est probable qu'après avoir fait disparaître les grains de paramylum, la recherche de cet élément (peut-être y en a-t-il plusieurs comme chez *L. vorax*) doit être très aisée. Klein (¹) et Zopf (²) ont signalé la fusion de *Leptophrys* (*Vampyrella*) *vorax* à l'état amiboïde. Jamais je n'ai pu assister à ce phénomène chez *Leptophrys villosa* malgré le nombre considérable d'observations que j'ai eu l'occasion de faire. J'en ai vu qui, pendant leur pérégrination, venaient à se heurter, mais elles s'éloignaient aussitôt sans s'être fusionnées en aucun de leurs points de contact.

Leptophrys villosa s'attaque de préférence aux diatomées, mais sans manifester de prédilection pour des formes données; même je l'ai rencontré parfois à l'intérieur des fragments d'algues polycellulaires. Les aliments entrent dans le corps de l'amibe par englobement : le protoplasme se moule pour ainsi dire sur ses victimes, les englobe complètement et les entraîne dans sa progression ultérieure. Souvent dans un même individu se rencontrent plusieurs diatomées de formes très différentes (fig. 14′ et 15). Leur digestion s'annonce d'ordinaire par une décoloration lente et quand le parasite les a épuisées, le protoplasme se retire tout autour et les abandonne sur place; quelquefois il y a véritable expulsion : le détritus est repoussé. Ce détritus se compose invariablement de la valve siliceuse renfermant les parties non assimilables. Au fur et à mesure qu'avance la digestion de la diatomée, se manifeste et s'accentue la teinte

---

(¹) *Vampyrella, ihre Entwickelùng und system. Stellùng, Bot. Centr.* Band. II.

(²) *Zur Morphologie und Biologie der niederen Pilzthiere.* Leipzig, 1885.

rosée qui se répand assez uniformément sur tout le corps de la monadine. Souvent celle-ci englobe une diatomée et l'abandonne intacte presqu'immédiatement. Serait-ce parce que l'aliment ne lui convient pas?

Tantôt elle continue sa progression tout en digérant le contenu de ses victimes, tantôt, au contraire, elle reste plusieurs heures successives immobile en place, épuisant lentement une diatomée. Seul parfois un changement de forme se manifeste à la surface; à l'intérieur, néanmoins, on continue à observer le mouvement lent du protoplasme et parfois, comme conséquence, un déplacement de la diatomée.

Enfin, souvent sans expulser les résidus alimentaires, elle s'arrondit et se tient au repos. L'aspect de son contenu n'a pas changé : grains de paramylum, vacuole, granulations protoplasmiques, etc., se maintiennent ; seul l'hyaloplasme ne se distingue plus. Toute la surface de la monadine se hérisse maintenant de filaments étroits, à bords parallèles et nets, la plupart se terminant en boule (fig. 16 et 17). On les voit, d'abord très petits, s'allonger progressivement jusqu'au moment de la formation de la boule terminale. Le vert de méthyle acide les colore de même que le protoplasme du corps (fig. 20) : ils sont donc de nature protoplasmique. La boule ne se colore point. Ces filaments sont les uns rectilignes, les autres, au contraire, courbés dans différentes directions ; leur implantation aussi est irrégulière et elles s'entrecroisent à différentes hauteurs et dans tous les sens. Ils sont absolument hyalins, on n'y rencontre aucune granulation. La boule terminale, après un temps plus ou moins long, rompt son attache sur le filament, se libère ainsi et se maintient d'ordinaire dans le voisinage immédiat de l'amibe arrondie. Elle est très réfringente, mais comme elle ne se colore pas en noir par l'acide osmique, elle ne peut être de nature graisseuse. Si, d'un autre côté, cette boule était constituée uniquement d'eau, elle devrait aussitôt se mélanger au milieu. Or cela n'est jamais le cas : toutes se maintiennent intactes et il m'est arrivé de les retrouver encore en place après 24 heures. Il est question ici, me semble-t-il, d'une excrétion précédant l'enkystement, quoique les résidus alimentaires ne quittent pas le corps de la Monadine.

Parfois, après la libération de ces sphérules hyalines, les filaments ténus se maintiennent encore très longtemps, puis rentrent lentement les uns après les autres dans le protoplasme avec lequel ils n'ont pas cessé d'être en continuité. Ce sont donc une manière de pseudopodes chargés d'une mission spéciale.

Le *zoocyste* (fig. 21 et 22) se forme comme suit : la surface se couvre d'une membrane à double contour. Le protoplasme perd de son aspect ou plutôt devient moins distinct : cela résulte probablement de la présence de cette membrane cystique. On n'y constate plus la présence des granulations paramyliques, mais bien celle de diatomées complètement épuisées ou non ainsi que des corpuscules de résidus provenant de la digestion de fragments d'algues vertes, etc.

Malgré le nombre considérable d'observations et les soins les plus minutieux, je n'ai pas réussi à voir le protoplasme cystique se diviser et donner lieu à des jeunes *Leptophrys*. Il est probable que le phénomène se passe surtout pendant la nuit à la faveur de l'obscurité. Toujours est-il qu'à deux reprises, j'ai trouvé, à l'endroit où la veille s'était formé un zoocyste, la paroi cystique abandonnée et renfermant encore des résidus alimentaires (fig. 22).

Jamais dans ma culture je n'ai rencontré des zoospores qui, dans la série de leurs phases évolutives, aient donné lieu à des jeunes amibes de *Leptophrys villosa*. Je me crois donc fondé à admettre comme probable que la multiplication de la Monadine en question ne compte pas ce stade.

Dans un travail intéressant publié en 1863 (¹), Wallich décrit une amibe d'eau douce stagnante de Hampstead Heath. Il la nomme *Amœba villosa* et la caractérise par la présence de villosités à la partie postérieure. Il signale l'existence de

---

(¹) *On an undescribed indigeneous form of Amœba*. G.-C. Wallich. *Ann. a. mag. of Nat. History* 1863, p. 287 avec planche.

plusieurs vacuoles *pulsatiles* avec un beau réticulum à la surface ; il décrit les villosités pseudopodiques comme servant à la préhension d'aliments et la houppe (toujours unique) qu'elles forment comme reliée par une sorte de tigelle hyaline et étroite. Cet auteur ne fait aucune allusion à une coloration rosée si caractéristique chez la forme dont je viens de donner la description, ni aux granulations paramyliques, l'arrondissement et l'encystement de l'organisme, ni enfin à la formation de ces filaments pseudopodiques étroits terminés en boule. Je crois pouvoir conclure que le protozoaire d'eau douce décrit par le savant anglais, n'est point identique à *Leptophrys villosa*. Carter (1), dans sa critique du travail de de Bary sur les myxomycètes, parle assez longuement de l'amibe étudiée par Wallich ; pas plus que lui, il ne signale les différents caractères sur lesquels j'ai insisté assez longuement et qui chez *Leptophrys vorax* sont aussi frappants. En 1879, Leydy (2) décrivit une amibe d'eau douce qu'il rapprocha d'*Amœba villosa* Wallich. Je n'ai pas eu l'occasion de lire ce travail, mais Möbius, qui le cite (3), n'aurait certainement pas omis de signaler ces caractères si l'auteur américain y avait fait allusion. Lui-même figure et décrit un parasite rhizopodaire à houppe postérieure de pseudopodes, rencontré dans la baie de Kiel. Ses dessins renseignent très peu sur la structure intime de l'organisme, et dans le texte il ne parle, pas plus que les trois autres, de ces détails importants. Möbius n'a rencontré cette amibe qu'une seule fois et il la rapproche de la forme décrite par Wallich.

Quant à *Leptophrys villosa*, j'ai eu l'occasion d'en observer des centaines et j'ai chaque fois pu constater et vérifier les différents points sur lesquels j'ai insisté dans la description précédente. Je me crois donc autorisé à admettre qu'il s'agit dûment d'une forme nouvelle qui trouve sa place parmi les *Monadines azoosporées*, famille des *Vampyrellacées*, genre *Leptophrys*.

---

(1) Id. 3e série, vol. XII, p. 30, etc.

(2) *Freshwater Rhizopods*, N. Am. 1879.

(3) *Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht von K. Möbius* (6 planches). Berlin, 1889.

Vampyrella incolor, n. sp.

(Planche V, fig. 21—27.)

J'ai rencontré cette forme sur *Valonia utricularis*, *Derbesia marina* et *Cladophora* (sp ?). Elle se présente d'ordinaire en très grande quantité et recouvre la surface de l'algue avec beaucoup d'autres organismes. Si on soumet celle-ci à un lavage au pinceau, seul le parasite en question s'y maintient : beaucoup d'individus n'ayant plus aucune adhérence avec elle, sont enlevés avec les autres corps étrangers ; d'autres, au contraire, y sont restés, grâce à un prolongement très épais qui a traversé la paroi : ils représentent la Monadine au stade d'*amibe.*

Celle-ci est d'ordinaire de forme ovale (fig. 21 et 24), quelquefois presque sphérique, tantôt finement granuleuse, tantôt chargée de granulations épaisses. Ses bords sont très nets et on n'y rencontre jamais un protoplasme hyalin évident. A l'intérieur, au contraire, souvent plus d'un endroit est vierge de granulations. Ces dernières sont très variables de dimensions et d'aspect : les plus grandes tranchent par la netteté de leurs limites et affectent, parfois à s'y tromper, l'aspect de petites vacuoles ou de corpuscules graisseux. Elles masquent d'ordinaire le noyau que l'on ne retrouve dans ce cas qu'après la fixation et la coloration. Il existe chez presque tous les exemplaires une vacuole, souvent même deux (fig. 21, *v*), que les granulations peuvent aussi cacher en tout ou en partie à la vue de l'observateur. La vacuole peut même atteindre des dimensions égales à la moitié de celles de l'amibe elle-même. Jamais je ne l'ai vue se contracter. Il n'est pas rare de rencontrer dans ces vacuoles des fragments de grains de fécule, de chlorophylle, etc., complètement digérés ou non. L'amibe pousse un pseudopode parfois très profondément à l'intérieur de l'algue où elle puise tous ses aliments. Le protoplasme de ce pseudopode est tantôt finement granuleux, même à peu près hyalin et peut renfermer une ou deux lacunes qui en imposent pour des vacuoles (fig. 24) ; d'autres fois, il n'est point différent de celui de l'amibe. Ses limites sont très nettes et sa forme générale ne varie jamais chez un même individu ; chez presque tous il se courbe en faucille. Je n'ai pas eu l'occasion d'assister à l'entrée des aliments dans le corps de l'amibe ; il ne pourrait néanmoins y avoir aucun doute à cet égard : le chemin suivi est naturellement le pseudopode. Après quelque temps, on voit irrégulièrement répandus dans le protoplasme, des granulations chlorophylliennes ou leurs fragments déchiquetés et accumulés en une masse informe suivant assez sensiblement le grand axe de l'amibe. En observant celle-ci pendant un temps de longueur variable, on assiste à la digestion lente de ces masses chlorophylliennes : elle s'accuse par un changement progressif de leur coloration qui, finalement, passe au brun jaunâtre. La masse change lentement de position à la suite du mouvement intérieur du protoplasme dans lequel elle se trouve noyée, et il n'est pas rare de la voir se fractionner en deux ou trois parties (fig. 21). Elle reste néanmoins sensiblement au centre, quoique j'aie vu des exemples (fig. 21) où elle fut refoulée contre la surface extérieure de l'amibe.

Cependant le pseudopode est rentré et l'amibe s'entoure d'une membrane protectrice, plus ou moins épaisse. C'est le stade de cyste qui s'annonce. Je dois le reconnaître, jamais je n'ai pu assister à la sortie de jeunes Vampyrelles et même je n'ai pas constaté de division dans le protoplasme cystique. Plusieurs fois j'ai retrouvé dans mes cultures des cystes vides, ne renfermant plus des résidus alimentaires. Ce stade est donc à n'en pas douter un *Zoocyste.*

Sur certains exemplaires j'ai observé que le protoplasme de l'amibe, après s'être entouré d'une membrane d'épaisseur variable, se contractait en boule laissant un espace tout autour de lui, puis sécrétait une membrane nouvelle. C'était probablement une manière de *sporocyste* dont pas plus que pour le zoocyste je n'ai pu poursuivre l'éclosion.

Ce parasite ressemble en plus d'un point à *V. pedata* que Klein a décrite sur des algues œdogoniées. De même qu'elle, *V. incolor* perce la paroi de l'hôte d'un gros pseudopode qui se maintient souvent (fig. 25) comme un pédoncule fixateur (*pedata*) après que le cyste s'est formé et même vidé. Les mouvements de progression sont très peu appréciables ; elle manque aussi de pseudopodes fins lui donnant l'aspect d'*Actinophrys*. Klein n'a pas constaté de formation plasmodique ni de sporocyste. Elle en diffère toutefois profondément par l'absence constante d'une large bordure hyaline unilatérale et par l'absence de toute coloration du protoplasme provenant de la digestion du contenu de l'algue. A raison de cette dernière caractéristique, j'ai créé le nom spécifique *V. incolor*.

Ce parasite affecte parfois, à première vue, surtout si on le rencontre fixé perpendiculairement sur la membrane d'un filament de *Derbesia*, l'aspect d'un zoosporange de cette algue. Mais l'examen permet immédiatement de l'en distinguer par la présence de substances chlorophylliennes dont on peut poursuivre la digestion progressive, et par le pseudopode épais qui traverse la paroi de l'hôte.

II. — CHYTRIDIACÉES.

Olpidium Bryopsidis, n. sp.

(Planche V, fig. 1-15.)

Les colonies de *Bryopsis plumosa* (Huds) sont souvent considérablement ravagées par la Chytridiacée en question. Ses ramifications en sont parfois bourrées et leur contenu est dévoré au point qu'on n'en trouve souvent plus que les détritus décolorés. Quelques-uns de ses stades le font beaucoup ressembler à *Olpidiopsis schenkiana*, Zopf (1), mais son évolution la rapproche plutôt de *Olpidium sapolegniae*, Fischer (2).

Je la trouvai d'abord sous forme de grosses masses isolées, presque toutes sphériques, quelques-unes plus ou moins ovoïdes

---

(1) *Nova Acta der ksl. Leop. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher.* Bd. XLVII, nº 4, 1884.

(2) *Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen*, *Habilitationsschrift.* Leipzig, 1882.

(fig. 1). Elles étaient très serrées les unes contre les autres ; de là quelques déformations qui disparaissaient aussitôt que par la rupture des parois de l'algue hospitalière, on les mettait en liberté. Quelques-unes alors s'allongeaient très fort et manifestaient même quelque amiboïdité à la surface (fig. 4 et 5) ; leur contenu protoplasmique était d'ordinaire caché par des enclaves telles que granulations, résidus alimentaires, etc., soit encore par le protoplasme de l'algue et son contenu chlorophyllien (fig. 1). Avais-je, au contraire, sous les yeux un exemplaire libéré et non rempli de substances étrangères, je voyais un protoplasme fortement réfringent, renfermant des granulations, des corpuscules graisseux et parfois des vacuoles, le tout de nombre et de dimensions très variables. Aucune différenciation du protoplasme n'est manifeste à ce stade. Une membrane mince recouvre la surface. *Olpidium Bryopsidis* reste dans cet état parfois pendant un temps assez long : 2, 3 jours, ou seulement pendant quelques heures. Une observation continue permet de constater les changements qui se produisent : la membrane très mince s'épaissit lentement ; le protoplasme est devenu plus granuleux, les corpuscules graisseux et les vacuoles quand elles existent s'amplifient. Jamais je n'ai remarqué chez celles-ci une contraction quelconque ni chez celles-là de fusion des unes avec les autres.

Pendant la formation de la membrane apparaît un renflement en un point de la surface (fig. 2) : ce point ne semble pas être quelconque ; en effet, sur les masses protoplasmiques de forme ovoïde, ce renflement naît presque toujours à une extrémité du grand axe (fig. 12) ; il y a cependant quelques exceptions (fig. 11 en bas, p. ex.). Ce renflement est plein : son protoplasme est très réfringent, et hyalin malgré quelques fines granulations qui y flottent ; il est également limité par une fine membrane. Sa direction est très variable : il semble néanmoins se rendre à la recherche de la paroi de l'algue ; en effet, il s'accroît lentement en conservant son diamètre et l'aspect de son contenu, où néanmoins se dessinent d'ordinaire quelques lacunes (vacuoles ?) nettement limitées. Cet accroissement est très lent; il m'est arrivé de devoir attendre 24 heures et davantage encore, pour le voir atteindre ses dimensions définitives. Avant cela, son extrémité a touché la paroi de l'algue et la transperce (fig. 2, 3, 11 et 15) ; il arrive que ce dernier point ne s'accomplit pas, c'est-à-dire que le renflement ne perce pas la paroi de l'algue : toujours, dans ce cas, j'ai trouvé la lumière de l'algue ne renfermant pas beaucoup de parasites (fig. 11). Sa forme, au moment de son achèvement, varie d'un individu à l'autre : tantôt rectiligne (fig. 3 et 15), tantôt serpentiforme (fig. 11 et 13). Sa longueur peut être de 60 μ et plus encore, sa largeur de 3 μ. Jusqu'en ce moment je pouvais avoir quelques doutes au sujet de l'organisme en question; mais bientôt s'annonce un phénomène décisif : le fractionnement de la masse sphérique et de son prolongement ; c'était un sporange à boyau de sortie, ces fragments étaient des organes de la multiplication, des *spores*. Celles-ci ne tardèrent pas à se mouvoir d'une façon caractéristique : elles fourmillaient à l'intérieur. Enfin la partie terminale du boyau se rompt et les spores sortent les unes après les autres, sans ordre cependant parce que sur le trajet du boyau on en voyait souvent qui étaient devancées par d'autres. Chacune était munie d'un cil, disposition surtout évidente sur les individus déjà libérés (fig. 13). Tant qu'elles sont encore enfermées dans le sporange on ne distingue pas le cil (fig. 12) ou du moins assez imparfaitement (fig. 11 à droite). Pendant ce temps encore, la paroi sporangique de même que celle du boyau s'est considérablement épaissie. Après l'action des réactifs, elle manifeste faiblement une nature cellulosique.

La *zoospore* au moment de sa sortie ne s'élance pas immédiatement au loin; elle reste d'ordinaire encore pendant quelques instants dans le voisinage de l'orifice de sortie puis quitte enfin définitivement. Elle est de forme ovoïde et manifestement amiboïde. Son cil est implanté sur le pôle antérieur plus atténué que le postérieur. Son protoplasme est nettement limité à la surface et sa réfringence est très grande : il est très finement granuleux et renferme toujours ou presque toujours un corpuscule graisseux situé invariablement vers le centre. Les mouvements de progression sont fort rapides, surtout au commencement de ce stade ; le cil, qui peut atteindre 1 à 1 $^1/_2$ fois celle du corps, bat énergiquement le liquide environnant. Je n'ai pas observé de mes yeux la pénétration de la zoospore à l'intérieur de *Bryopsis*, mais souvent il m'est arrivé d'en trouver une ou deux dans un rameau encore en parfait état : elles ne pouvaient donc pas s'y trouver par droit de naissance puisque pour cela il aurait fallu y constater encore la présence de sporanges-mères vides et abandonnées. Ceci, au contraire, arrivait (fig. 11 en haut) dans le cas où le boyau du sporange, n'ayant pas perforé la paroi de l'algue, déversait ses zoospores dans la lumière de celle-ci : alors les zoospores n'avaient pas besoin de quitter l'algue, il leur suffisait de se déplacer dans le sens de l'axe et de chercher un rameau riche et favorable de l'hôte unicellulaire.

J'ai observé deux fois la division de la zoospore en deux. Vers le petit diamètre apparaît un étranglement qui va en s'accentuant : de là, l'apparition d'un mince filament naissant. En même temps apparaît un cil sur la moitié qui n'en possédait pas jusqu'à présent. Le filament unissant se rompt et leurs fragments disparaissent par absorption dans leur corps (fig. 7).

Le protoplasma de la zoospore devient maintenant régulièrement granuleux, les déplacements deviennent moindres, le cil ralentit ses battements dont aussi l'énergie diminue : la zoospore passe à l'état de jeune Chytridiacée : le protoplasme se gonfle et on obtient une masse muqueuse arrondie dont les dimensions augmenteront maintenant progressivement. J'ignore comment se fait la nutrition : toutefois elle se fait certainement aux dépens du contenu de l'algue qui y pénètre, par osmose probablement, après une digestion à la surface. Il ne m'est pas arrivé souvent, en effet, de voir des fragments de chlorophylle à l'intérieur de la zoospore ou de la cellule, mais l'intérieur de *Bryopsis* se remplissait lentement de résidus alimentaires.

Fischer (1) décrit chez *Olpidium saprolegniae* la formation d'une sphère épineuse (Stachelkugel) entourant le sporange dans le cas où les conditions d'existence deviennent défavorables. Je n'ai pas constaté pareil phénomène chez *Olpidium Bryopsidis*; mais peut-être faut-il en rapprocher les espèces de cystes que j'ai obtenues dans mes cultures sur des exemplaires isolés de toute substance nutritive. Voici ce qui se passe : le protoplasme se contracte et il se forme tout autour de lui une membrane épaisse laissant encore un espace lacunaire tout autour. Fischer en a vu naître des spores qui, trouvant des conditions favorables, évoluaient normalement et donnaient lieu à un sporange ordinaire. Ce serait donc une sorte de *cyste de conservation.*

---

(1) *Loco citato.*

Les fig. 7, 8 et 8′ représentent quelques formes anormales : en 7, il se forme un boyau sur un sporange en forme de biscuit à l'extrémité du grand axe. Le protoplasme de ce boyau offre ici un aspect très différent de celui du sporange et semble être hyalin. Se formerait-il aux dépens d'un hyaloplasme resté invisible dans le sporangium à cause des granulations et des enclaves ? 8 et 8′ figurent des déformations amiboïdes qui peuvent se produire très lentement.

CONCLUSIONS.

Un grand nombre de maladies des algues tant marines que d'eau douce sont occasionnées par la présence d'organismes parasitant dans leur intérieur. Ceux-ci appartiennent en grand nombre aux Chytridiacées, aux Monadines et aux Infusoires : on les rencontre pour ainsi dire avec certitude aux endroits décolorés.

Beaucoup d'auteurs ont objecté aux travaux du genre de celui-ci que les observateurs se laissaient souvent induire en erreur et considéraient comme parasites, des organes de multiplication entrant dans le cycle évolutif même de la plante. Cette erreur est rendue tout à fait impossible : 1° par la succession des phases évolutives; 2° par l'absorption du contenu de l'algue et sa digestion à l'intérieur de ces organismes en question et l'expulsion subséquente de leurs résidus ; 3° par le dépérissement progressif de la plante ou de la partie où s'observe le phénomène.

Tous les organismes unicellulaires décrits dans les pages qui précèdent, accusent une différenciation quelquefois très prononcée qui empêche de les classer parmi les *Monères* de Haeckel. Il est vrai que j'ai reconnu avoir négligé chez quelques formes, la recherche du noyau ; mais partout où je me suis servi des réactions microchimiques, j'ai constaté sa présence, même quand celle-ci était cachée à l'état frais par les granulations, enclaves et inclusions du protoplasme, les résidus alimentaires, etc. Il est donc assez probable que l'élément nucléaire est toujours présent chez chacune des formes décrites. De plus, il y a aussi presque toujours une vacuole et j'en ai même signalé quelques-unes de contractiles.

Les cils de certaines zoospores sont épais et puissants : ce sont de véritables flagella ; leur continuité avec le protoplasme cellulaire est évidente. Dujardin, Haeckel, Zaccharias et d'autres encore admettent une étroite parenté entre les pseudopodes et les cils. Dans ces derniers temps, Künstler, professeur à la Faculté des sciences de Bordeaux, abonde dans ce sens et il voit même, “ en apparence du moins, „ diverses gradations entre les cils vibratils, les pseudopodes et les prolongements artificiels morbides qu'il propose de nommer *Nosopseudopodes*. J'ai acquis à mon tour la conviction intime de l'analogie anatomique des pseudopodes et cils, et je considère ceux-ci comme des *pseudopodes transformés, à position constante, à forme peu variable et à fonction déterminée.* Plusieurs considérations plaident en faveur de cette manière de voir :

a) En parcourant les diverses formes que revêtent les pseudopodes dans la série des Protozoaires, on constate qu'il existe des transitions à tous les degrés, depuis les plus puissants jusqu'aux plus ténus. Ceux des genres *Actinosphaerium, Actinophrys, Thalassicola, Miliola, Vampyrella,* etc., etc., sont d'une grande finesse et leurs dimensions sont surpassées par les flagels, les soies rigides, les pieds en crochets des grands Infusoires et par les cils de certaines zoospores : comme chez eux, les mouvements semblent dépendre de la volonté. Leur flexibilité est certes aussi grande que celle des cils et la constance de leur emplacement et de leur nombre ne diffère guère de celle des cils, surtout pour certaines formes. Certains pseudopodes forment une sorte de houppe et par leur ténuité en imposent à première vue pour un groupement de cils.

b) Comme les pseudopodes de toutes les formes rhizopodaires, les cils peuvent souvent rentrer dans le protoplasme pour réapparaître aux mêmes endroits, égaux, moindres ou plus grands.

c) Il sont toujours constitués d'un protoplasme hyalin, ce qui est le cas pour tous les pseudopodes, sauf pour les lobopodes qui constituent le dernier terme dans la succession des formes pseudopodiques. Encore, même chez ceux-ci la partie hyaline semble la base même de l'organe, le plasma granuleux n'y arrivant que par entraînement.

d) Toujours, comme pour les pseudopodes *typiques*, on ne distingue aucune structure particulière, aucune membrane.

e) Deux fins pseudopodes d'organismes de même espèce peuvent se fusionner en se rencontrant. Cela n'est point le cas pour deux cils. Mais quand on poursuit la division en deux d'une zoospore munie de deux cils implantés respectivement aux extrémités du grand axe, on constate que quand l'étranglement est presque achevé, le pont, unissant encore les deux moitiés, se rompt à un certain moment à peu près vers son milieu. Les deux lambeaux constituent dans la règle un cil pour chacune des deux nouvelles zoospores ; ceux implantés aux extrémités du grand axe se sont maintenus. Avant la rupture du pont unissant, on peut dire qu'il constituait une fusion de deux cils. Si, par la suite, au simple contact, il ne se produit plus de fusion nouvelle, c'est que leurs mouvements sont devenus d'une rapidité telle qu'on peut à elle seule imputer cette impossibilité.

Le cil d'un protozoaire semble donc être *un prolongement* *protoplasmique que l'organisme meut plus facilement qu'un pseudopode à cause de ses dimensions et d'une disposition plus favorable.*

La nutrition d'un organisme amiboïde a toujours été considérée comme devant se faire exclusivement par englobement de substances solides et leur digestion à l'intérieur du protoplasme. Le cas d'*Ectobiella Plateaui* constitue une exception à cette règle : les aliments ne pénètrent pas à l'intérieur du protoplasme; seules les matières rendues assimilables (par digestion à la surface) y pénètrent; les détritus restent abandonnés sur place à l'endroit même de leur formation renfermés dans une vésicule.

Il semblerait qu'il faut rapprocher ce cas de ce que présentent *Pseudospora edax* (p. 57) et une *Vampyrella* décrite par Wahrlich (¹). En effet, chez ces deux protozoaires, les substances alimentaires sont enfermées dans une sorte de vésicule située *dans le protoplasme*, il est vrai, mais limitée par une paroi véritable au travers de laquelle doit donc se faire l'assimilation par le protoplasme. Wahrlich admet même pour le cas de sa *Vampyrelle* la présence de ferments peptonisants. Il y aurait donc là aussi une digestion à la surface d'une couche de protoplasme et notamment celle qui entoure immédiatement la vésicule.

Les protozoaires parasitant sur les algues ont presque tous une prédilection pour un ou des hôtes. On peut cependant réussir à les faire changer en prenant quelques précautions particulières. S'ils se trouvent à l'état de zoospore ou d'amibe, il faut éviter la dessiccation, le changement trop brusque de température, choisir une algue qui, dans la série, ne soit pas trop éloignée de celles librement choisies, etc. Les liquides des cultures ne peuvent non plus avoir une composition trop différente : ainsi le transport trop brusque de l'eau de mer dans l'eau douce ou vice versa peut amener la mort du parasite. Les précautions à prendre sont beaucoup moins nombreuses et sur-

---

(¹) *Loco citato.*

tout moins délicates quand on a affaire à des stades de repos : les cystes de conservation peuvent résister à des changements de conditions qui infailliblement tueraient les autres stades : le froid, la chaleur, la dessiccation, etc., ont beaucoup moins de prise sur eux et ils pourront s'y maintenir jusqu'à ce que certaines conditions aient réapparu.

Dans mes transplantations je réussissais presque toujours avec des cystes, moins souvent avec d'autres stades. Le parasite en présence de l'hôte nouveau et ne trouvant plus celui auquel il puisait auparavant sa nourriture, l'attaque à son tour et y évolue normalement. Si néanmoins j'introduis de nouveau des algues sur lesquelles je l'ai cueilli, je le vois s'y porter, lui ou ses générations, et abandonner complètement l'hôte que je lui avais imposé d'abord. Ce cas est pour ainsi dire général et l'expérience réussit régulièrement quand on y procède minutieusement (1).

---

(1) Cette facilité de transplantation, surtout quand il s'agit de kystes, me semble pésenter un grand danger de contagion. Un marais, par exemple, dont les algues sont infectées par des protozoaires parasites pourra, lors d'une inondation, répandre aux environs avec les eaux, des cystes qui, s'adaptant à leur vie nouvelle, évolueront sur des algues d'une autre forme. Le long des côtes et même à l'intérieur des terres, on a l'habitude d'amender les champs au moyen d'algues cueillies en grande quantité. En même temps que les algues on transporte leurs parasites enkystés y adhérant ou y renfermés. Ceux-ci. après une pluie abondante, par exemple, peuvent trouver les conditions nécessaires à leur éclosion d'autant plus que les premières eaux se chargent des sels renfermés dans les résidus d'algues et constituent ainsi une sorte de milieu de transition. Les plantes cultivées pourront leur fournir, faute de mieux, un terrain favorable, peut-être excellent pour leur évolution et pourront ainsi dans certaines conditions se produire de ces fléaux tels que les ravages des champs de choux par Plasmodiophora Brassicæ. Il ne serait pas sans exemple dans la nature que ce parasite s'adaptant à ces conditions nouvelles, ne subisse des changements morphologiques et biologiques tels que son origine première en soit cachée.

APPENDICE.

Je conserve en portefeuille un grand nombre de notes et de figures concernant le parasitisme d'organismes inférieurs sur les algues marines. Toutefois les lacunes qu'elles présentent sont trop nombreuses et les données que j'ai pu recueillir encore trop incohérentes pour me permettre de les publier sous la forme d'un travail achevé. J'en ferai suivre ici un court aperçu à l'effet de compléter le compte rendu de mes recherches à la Station zoologique de Naples.

I. — Monadines.

A. — *Monadines zoosporées.*

1. Les racines de *Caulerpa prolifera* sont parfois infestées d'un parasite qui y provoque des ravages considérables. Il en dévore le contenu féculent dans ses stades de *zoospore* et d'*amibe*. La zoospore de grande taille est allongée, extrêmement amiboïde, et munie de deux cils implantés dans une sorte d'enfoncement. Cette dernière disposition rappelle un infusoire décrit par Stein (¹) sous le nom de *Bodo globosus*, par Dujardin (²) sous celui d'*Amphimonas* et par Saville Kent (³) sous la dénomination de *Diplŏmastix.*

Il en diffère essentiellement par ses stades évolutifs suivants. Par retrait des cils, la zoospore devient une *amibe* qui se meut très activement sur place et continue à dévorer les matières féculentes. J'ai eu l'occasion d'observer et de dessiner des fusions de 2, 3 amibes (*de véritables plasmodies*), ce qui constitue un chaînon très important dans l'évolution de l'organisme.

Après s'être fusionnée à d'autres ou non, l'amibe s'enkyste. Je n'ai pas pu assister à l'éclosion du cyste et il me manque par

---

(¹) Stein. *Der Organismus der Infusionsthiere, III. Abtheilung, Tafel II et III.*

(²) Dujardin *Histoire naturelle des infusoires.*

(³) Saville Kent. *A Manual of the infusoria.*

conséquent des données exactes pour classer le parasite dont s'agit, surtout parce qu'il présente certains points de commun avec le suivant. A l'effet d'insister sur les différences qu'il présente d'avec l'infusoire dont je parlais tantôt, je lui donne le nom générique de *Pseudamphimonas.*

2. *Derbesia marina* renferme souvent en très grand nombre dans ses filaments un organisme cilié, très amiboïde, à protoplasma granuleux qui englobe les grains de chlorophylle et les digère dans son intérieur. Le cil unique implanté dans un enfoncement, constitue pour ainsi dire le seul caractère différentiel d'avec le précédent avec lequel on le confondrait aisément dans les autres stades. Est-ce une monadine différente, il faudra la dénommer *P. uniciliatus* par opposition à *P. biciliatus* qui deviendrait l'appellation du premier. Ici non plus je n'ai pu tirer au clair l'éclosion du cyste que j'ai vu se former sous mes yeux, mais qui s'est obstiné à ne pas évoluer davantage malgré les conditions favorables dans lesquelles je tenais mes cultures.

3. Un parasite presque constant dans mes cultures de Diatomées, mais que j'ai rencontré maintes fois sur d'autres algues, présente un stade particulier dans son évolution dont je connais la *zoospore*, l'*amibe* et *deux formes de cystes zoosporipares.* La zoospore est fusiforme, uniciliée, nettement nucléée et amiboïde. L'amibe peut atteindre des dimensions très variables, parfois assez grandes. Lors de sa maturité, elle peut ou non s'entourer d'une membrane (cyste) et donner par fractionnement un nombre variable de zoospores qui recommencent le cyste évolutif. D'autres fois, après avoir sécrété une membrane, elle refoule dans son intérieur une grosse masse sphérique (détritus ?) et le protoplasme qui la recouvre, ainsi qu'une calotte, se fractionne. Je n'ai jamais pu assister à la sortie des masses (zoospores ?) provenant de ce fractionnement; serait-ce un *cyste de conservation ?*

4. J'ai rencontré une forme de protozoaire chez *Cladophora gracilis*, *Caulerpa prolifera* et *Alaria* (sp ?). Le stade zoospore surtout était fréquent : le corps avait la forme de fuseau avec un cil implanté à chacune des deux pointes; parfois l'un des deux

disparaissait et le corps s'allongeant, devenait serpentiforme et d'une amiboïdité très prononcée. Par retrait des cils et l'avancement de pseudopodes hyalin, l'organisme passe au stade amibe : dans ces deux stades, il se nourrit du contenu de l'algue hospitalière et les résidus alimentaires s'accumulent autour de lui. J'ignore la destinée de l'amibe.

B. — *Monadines azoosporées.*

1. Dans mes cultures de Diatomées, se trouvait bien souvent une Vampyrelle typique qui, dans ses phases évolutives, présente bien des détails caractéristiques. A cause de sa forme je l'appellerais volontiers *V. radiosa.* Elle s'attaque de préférence aux Diatomées et plonge dans leur intérieur un pseudopode fin par lequel elle absorbe le contenu. Elle se colore en rose tendre pendant la digestion des chromatophores de la Diatomée. Au cours de ses pérégrinations, elle change souvent sa forme sphérique caractéristique pour devenir pyri ou fusiforme. Souvent les pseudopodes fins qui hérissent sa surface disparaissent tous et en un point il en apparaît un ou deux épais qui se ramifient. J'ai observé la fusion de deux individus, formant ainsi un plasmode. *Vampyrella radiosa* s'enkyste au dedans d'une double paroi et après quelques mouvements et déformations amiboïdes, elle revient au repos.

Observant plusieurs fois un exemplaire dans son évolution depuis le matin jusqu'au soir sans discontinuer, il ne m'a jamais été donné de pouvoir poursuivre le développement plus loin : le lendemain matin je ne retrouvais plus avec certitude l'individu de la veille : j'observais dans la goutte pendante où il était bien difficile d'isoler complètement des individus à cause de leur petite taille.

2. En dehors des parasites monadiniens et chytridiés précédemment décrits, j'ai rencontré dans les rameaux de *Bryopsis* un beau protozoaire à caractères très nets. Il s'agit d'une amibe n'ayant, en apparence du moins, absolument rien de commun avec toutes celles que j'ai eu l'occasion d'étudier. Elle se

trouvait à foison surtout dans un rameau terminal où j'ai pu l'étudier pendant trois jours. Grossièrement granuleux, son protoplasme sombre tranchait sur le contenu de l'algue et envoyait dans toutes les directions des pseudopodes tantôt fins, tantôt plus obtus, toujours hyalins; ceux-ci englobaient les grains de chlorophylle et abandonnaient les résidus en provenant. Quoiqu'elles se heurtassent mutuellement, je n'ai jamais constaté de fusion. Après quelque temps elles avaient dévoré presque tout le contenu de la cellule et remplissaient sa lumière de détritus granuleux, tandis que leur corps s'était considérablement accru. Finalement une membrane nette apparaît : phase de repos précédant probablement la multiplication. Je n'ai pas eu l'occasion de la voir.

II. — Chytridiacées.

Cohn (1) a publié ses observations sur l'évolution *Chytridium entosphaerium* et j'ai pu contrôler ses résultats qui me semblent en tous points exacts.

J'ai cherché à plusieurs reprises à entreprendre des recherches analogues entre autres pour deux belles Chytridiacées; mais j'ai dû y renoncer à cause des insuccès de mes cultures.

III. — Labyrinthulées.

Cienkowsky a créé le genre de ces organismes énigmatiques que personne ne connaissait avant lui (2); je les ai rencontrés très souvent dans mes cultures de diatomées, et j'ai pu contrôler les belles recherches de ce grand naturaliste. A ma connaissance, il n'a jamais signalé que ces organismes fussent parasitaires. J'ai, au contraire, rencontré de nombreuses valves siliciques de diatomées dont les chromatophores avaient complètement disparu, et qui se trouvaient remplies de fuseaux de *Labyrin-*

---

(1) Ferd. Cohn. *Beitr. z. Phys. der Phycochr. u. Florid.* A. f. M. A. B. III.

(2) *Ueber den Bau und die Entwickelung der Labyrinthuleen.* A. f. M. A. B. III.

thula macrocystis. En dehors de ce détail je n'ai rien à ajouter aux résultats de Cienkowsky.

IV. — Infusoires.

Dans les racines de *Caulerpa prolifera* vit parfois un infusoire holotriche de forme ovoïde. Il se nourrit de granulations féculentes au milieu desquelles il se meut très rapidement. Son aspect extérieur le rapproche de *Nassula ornata* Ehr. mais je n'ai pas eu l'occasion de l'étudier suffisamment de même que pour un autre infusoire holotriche paramœcéforme rencontré en parasite dans des rameaux de *Bryopsis plumosa*. Il en dévore les grains de chlorophylle et rejette les détritus d'un jaune brunâtre.

Je signale particulièrement cet Appendice à ceux qui désireraient s'occuper de la question du parasitisme des organismes inférieurs sur les algues, mais je me réserve de compléter mes recherches et d'y revenir dans un autre travail.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE III.

Figures 1-14. — Pseudospora Benedeni. De Br.

Fig. 1 et 2. Deux filaments d'algues renfermant le parasite à différents stades de développement : *z*, zoospore; *a*, amibe jeune; *a'*, amibe adulte; *r*, résidu alimentaire; *z c*, zoocyste; *c. v*, cyste vide, *v*, vacuole.

Fig. 3, 4, 5 et 9. Trois stades successifs d'un même zoocyste. En 4, les spores n'ont pas encore acquis leur flagellum; en 5, les zoospores sont formées; quelques-unes d'entre elles ont un flagellum extraordinairement puissant; 9, figure la sortie des zoospores. L'aspect du résidu alimentaire varie parce qu'à la suite des déplacements que lui impriment les zoospores, il ne présente pas toujours la même surface à l'œil de l'observateur.

Fig. 6. Autre grande amibe formant sa paroi cystique.

Fig. 7. Cyste renfermant quelques spores qui n'acquièrent pas de cil.

Fig. 8. Cyste abandonné renfermant encore les détritus et 3 vacuoles.

Fig. 10, 11 et 12. Trois sporocystes dont l'un a sécrété une 2e membrane depuis l'expulsion des détritus.

Fig. 13 et 14. Deux jeunes amibes dessinées au cours de leurs déplacements.

Figures 14'-22. Leptophrys Villosa. De Br.

Fig. 14' et 15. Deux amibes dessinées pendant leur captation; nº 15 surtout présente une belle houppe de villosités pseudopodiques, *h. v.* Le protoplasme hyalin est nettement indiqué en *p. h.* Les deux amibes renferment chacune plusieurs Diatomées, les unes déjà en partie digérées, les autres non encore entamées; nº 14' vient d'en expulser une.

Fig. 16. Amibe 15 qui s'est arrondie; la vacuole *v* s'est maintenue et même agrandie, de même que les granulations paramyliques. La surface entière s'est hérissée de pseudopodes fins qui se terminent en boules; quelques-unes de celles-ci se sont déjà détachées, *sp*.

Fig. 17. Même individu dessiné en partie seulement : le contenu s'assombrit; les grains de paramylum ne se distinguent plus et toutes les boules ne sont pas encore détachées.

Fig. 18. Même individu dont le dessin ne représente que la forme des prolongements pseudopodiques après la rupture de toutes les boules.

Fig. 20. Encore le même après l'action des réactifs colorants et fixateurs.

Fig. 19. Des sphérules *sp* restent dans le voisinage de la surface après leur rupture (autre exemplaire).

Fig. 21. Cyste formé récemment. Il renferme des enclaves de toute nature : cristaux de sels minéraux, aliments totalement digérés, d'autres encore intacts, etc.

Fig. 22. Autre cyste abandonné : il renferme encore une diatomée épuisée en partie.

Figures 23-26. Pseudospora edax. De Br.

Fig. 23. Cinq zoospores dessinées pendant leurs mouvements. Le noyau est partout net. Une figure indique surtout clairement que le cil est un prolongement protoplasmique. L'aspect extérieur de ces cinq zoospores est très différent : les unes sont contractées et les autres, au contraire, très étirées.

Fig. 24 et 25. Deux filaments d'algues renfermant le parasite à plusieurs stades de développement : *z*, zoospore; *a*, amibe; *zc*, zoocyste; *c. v*, cyste abandonné; *r*, résidu alimentaire. Plusieurs zoocystes sont en voie de division : dans les uns, les spores n'ont pas encore acquis leurs cils, tandis qu'elles sont complètes dans d'autres. Dans un dessin de la fig. 24, la division en 4 est nette; elle se fait en 2 dans un dessin de fig. 25. Cette figure-ci représente aussi en *sp* une sorte de sporocyste (?) en voie de formation.

Fig. 26. Cyste vide de forme un peu particulière.

Figures 27 et 28. Gymnococcus Bryopsides. De Br.

Fig. 27. Fragment de rameau de Bryopsis plumosa contenant une jeune amibe, 4 cystes dont le protoplasme est encore indivis et un cyste en éclosion : une zoospore en est déjà sortie.

Fig. 28. Id. renfermant 7 amibes de forme et de dimensions différentes ; le protoplasme hyalin est très net en certains endroits.

PLANCHE IV.

Figures 1-13. Ectobiella Plateaui. De Br.

Fig. 1 et 1'. Deux zoospores dont l'une vient de s'arrêter contre une diatomée.

Fig. 2-8. Différentes phases d'un même individu pendant la perforation de la valve de la diatomée, sa nutrition et sa maturation. Les résidus alimentaires augmentent en quantité venant se grouper dans la vésicule *v*, la diatomée conservant la brèche que le parasite y a faite.

Fig. 9 et 10. Deux autres parasites dessinés pour montrer leur structure vacuolaire.

Fig. 11. Un individu dessiné pendant sa pénétration dans la valve : son pseudopode est falciforme, non en T comme l'exemple des figures de la série 3, 4, 5.

Fig. 12. Diatomée attaquée par deux parasites qui ont déjà atteint leur maturité. La vésicule à détritus est très nette.

Fig. 13. Licmophora presque totalement vidée : il ne reste plus qu'une petite masse d'endochrome *e*, l'autre a été dévoré par 3 individus dont les détritus sont accumulés dans les 3 vésicules *v*.

Figures 14-21 et 30-35. Gymnococcus Licmophoræ. De Br.

Fig. 14. Licmophora renfermant le parasite à l'état de zoospores et d'amibe. La plus grande des deux amibes renferme une grande vacuole contractile. Les deux stades renferment des résidus alimentaires.

Fig. 15. La grande amibe après contraction de sa vacuole.

Fig. 16. Autre Licmophora renfermant 2 zoospores grandes surtout à cause des gros fragments alimentaires. La diatomée est presque vide et de même que plusieurs des autres figures.

Fig. 14, 16, 30 et 31. La valve est endommagée.

Fig. 19. Les deux zoospores de la figure 16 après l'expulsion des gros détritus.

Fig. 18. Licmophora bourrée de parasites et de granulations excrémentitielles, grosses et petites.

Fig. 19. Gomphonema épuisée par 4 amibes gorgées d'endochrome; l'une d'elles s'en est débarrassée complètement et a quitté la diatomée.

Fig. 20 et 21. Deux amibes se préparant à l'encystement.

Fig. 30. L'amibe a expulsé tous ses détritus et a quitté la diatomée.

Fig. 31. Licmophora épuisée par 4 individus qui se sont arrondis; trois possèdent une grande vacuole.

Fig. 32 à 35. Représentent les 4 mêmes amibes *A*, *B*, *C* et *D* après 24 heures : 32, *A* expulsant ses détritus; 33, *D* épurée; 34, *C* encore amiboïde ; 35, *B* devenu plus vacuolaire. (L'observation fut interrompue par suite d'un accident de préparation.)

Figures 22-29. Gymnococcus Gomphonemarum. De Br.

Fig. 22. Gomphonema envahie par plusieurs parasites amiboïdes : quelques-uns renferment des granulations de matières nutritives, d'autres les ont déjà expulsées.

Fig. 23. Autre G. dont tout le contenu a été dévoré par une plasmodie *p* (résultant de toutes les amibes y parasitant sauf une *a*).

Fig. 24. Encore une autre G. à une plasmodie expulsant ses derniers détritus.

Fig. 25. Zoocyste formé : son contenu se fractionne.

Fig. 26 et 27. Les zoospores sortent successivement toutes jusqu'à la dernière. Ces 3 derniers dessins forment série.

Fig. 28. Grande G. vue de côté, 1 plasmode, 2 amibes, 1 zoospore.

Fig. id. où se sont formées 2 zoocystes un peu oblongues à cause de leur pression mutuelle et leur enserrement entre les valves.

PLANCHE V.

Figures 1-15. Olpidium Bryopsidis. De Br.

Fig. 1. Terminaison de rameau de Bryopsis plumosa bourrée de sporanges presque mûrs. Le contenu chlorophyllien est déjà en grande partie digéré.

Fig. 2 et 3. Formation successive du boyau de sortie, sur 3 des sporanges de tantôt : l'ébauche de l'un d'eux est dessinée en 2.

Fig. 4 et 5. Deux sporanges isolés par dilacération de l'algue hospitalière.

Fig. 6. Ébauche d'un boyau sur un autre sporange également ainsi isolé.

Fig. 7. Deux zoospores en voie de division en deux.

Fig. 8 et 8'. Déformations amiboïdes de cellules non encore transformées en sporanges.

Fig. 9 et 10. Deux cystes de conservation (?).

Fig. 11. Terminaison de rameau de Bryopsis renfermant 4 sporanges qui laissent échapper leurs zoospores : l'un d'eux n'a pas prolongé son boyau jusqu'au dehors de la lumière de l'algue. Dans celle-ci s'accumulent aussi beaucoup de détritus. Sur un des cystes, notamment l'ovoïde, le boyau n'est pas implanté à l'extrémité du grand axe, comme chez les autres.

Fig. 12. Sporange isolé par dilacération des parois de son hôte. Toute sa lumière et celle de son boyau sont remplies de zoospores en voie de formation.

Fig. 13. Dans la lumière de l'algue fourmillent les zoospores sorties probablement d'un cyste à boyau qui n'a pas perforé la paroi.

Fig. 14 et 15. Sporanges vides.

Figures 16-20. Gymnococcus Cladophorae. De Br.

Fig. 16. Cellule terminale de Cladophora gracilis en proie à une plasmodie *p* qui dévore son contenu. Une partie, en effet, de ses chromatophores est déjà réduite à l'état de résidus brunâtres *r*.

Fig. 17. Cellule terminale attaquée par 2 amibes qui chacune de son côté ont entamé la chlorophylle.

Fig. 18. Tout le protoplasme du parasite s'est divisé en un certain nombre de zoocystes *zc*, dont quelques-uns même *zcv* ont déjà laissé échapper leurs zoospores. Les résidus *r* sont devenus d'un noir foncé et accumulés sur le grand axe de la cellule.

Fig. 19. Deux zoocystes dans une cellule terminale. L'un d'eux s'est ouvert et ses zoospores *z* s'échappent.

Fig. 20. Cellule terminale de Cladophore ne renfermant plus que les parois cystiques abandonnées *zc.v.* et les résidus alimentaires *r*.

Les figures 18 et 20 montrent combien la cellule avait augmenté ses dimensions par suite de ce parasitisme.

Figures 21-27. Vampyrella incolor. De Br.

Fig. 21. Fragment de Derbesia marina attaquée par 13 vampyrelles dont 3 seulement ne renferment us de détritus. Plusieurs possèdent 1 ou 2 vacuoles.

Fig. 22. Une amibe isolée.

Fig. 23. Une autre qui s'est entourée d'une membrane.

Fig. 24. Amibe ayant poussé un pseudopode *ps* à travers la paroi de l'algue.

Fig. 25. LaVampyrelle s'est entourée d'une membrane mais elle reste encore fixée comme un pédoncule *p* sur la paroi de sa victime.

Fig. 26. Autre amibe avec pseudopode passant à travers la paroi cellulaire de l'algue.

Fig. 27. Cyste vide : il y reste encore une vacuole et quelques bâtonnets hyalins probablement de nature féculente.

Figures 28-31. Olpidium lacerans. De Br.

Fig. 28. Deux zoospores renfermant de la Chlorophylle encore intacte.

Fig 29. Trois cellules voisines d'algue : l'une envahie par une zoospore, l'autre par une amibe, une 3^{e} par 2 zoospores passant à l'état d'amibe.

Fig. 30. Amibe isolée par dissociation de son hôte. Un protoplasme hyalin *h*, un granuleux et une vacuole *v*, sont nettement distincts.

Fig. 31. Une cellule d'algue renfermant 8 zoospores en voie de formation. Les parois cellulaires sont encore intactes.

Fig. 32. Sept jeunes parasites évoluant à l'intérieur de la cellule hospitalière dont les parois sont complètement lacérées.

La réplique de M. Guignard à ma note relative au dédoublement des anses chromatiques,

PAR

ÉDOUARD VAN BENEDEN.

Dans une note intitulée " Quelques remarques à propos d'un récent travail de MM. Édouard Van Beneden et Ad. Neyt sur l'Ascaris megalocephala „ (¹), M. Guignard m'a gratuitement accusé d'avoir voulu m'approprier la découverte faite par Flemming et confirmée tout d'abord par Pfitzner et Retzius, du dédoublement longitudinal des anses chromatiques. Pour établir cette grave imputation, M. Guignard a invoqué notamment un texte tiré de l'un de mes écrits.

J'ai cru devoir répondre à cette note (²). Pour mettre à néant les affirmations inconsidérées de mon contradicteur, il m'a suffi de reproduire quelques citations de mon Mémoire sur la fécondation. Il en ressort que, loin d'avoir eu la prétention que m'a prêtée M. Guignard, j'ai pleinement et itérativement reconnu les droits de priorité de Flemming, sans négliger toutefois de rendre justice à Pfitzner et à Retzius. Ces deux auteurs ont été les premiers à vérifier l'importante découverte du dédoublement longitudinal; mais celle-ci n'en appartient pas moins tout entière et exclusivement en tant que *découverte* à l'éminent cytologue de l'Université de Kiel : une vérification

---

(¹) *Bulletin de la Société Botanique de France.* Tome XXXIV (2ᵉ série, tome IX).
(²) *Archives de Biologie.* Tome IX, 1889.

n'est jamais une découverte. J'ai cité en outre, dans ma réponse, l'extrait d'une lettre que Flemming m'adressait après la réception de mon Mémoire ; il m'y exprime tous ses remerciements " pour la bienveillance et l'exactitude que j'ai apportées dans l'appréciation de ses travaux ".

Comment donc M. Guignard a-t-il pu, pour établir son accusation, se fonder sur une citation. Me serais-je mis en contradiction avec moi-même au point d'avoir reconnu d'une part que la division longitudinale des anses chromatiques a été découverte par Flemming, puis, vérifiée par Pfitzner et Retzius, et de m'être attribué d'autre part le mérite de cette même découverte. Vérification faite de la citation que M. Guignard a reproduite entre guillemets, il s'est trouvé que le texte qui m'est attribué a été tronqué et modifié par mon savant contradicteur ; par suite de cette altération, le sens des phrases citées a été totalement transformé. Il m'a suffi de mettre en regard de la citation faite par M. Guignard, le texte original pour mettre en évidence le procédé peu recommandable auquel l'on a cru devoir recourir : la découverte que je revendique dans la citation incomplètement et inexactement reproduite n'est pas le dédoublement des anses primaires, mais bien le cheminement en sens opposés des anses jumelles résultant de ce dédoublement

M. Guignard vient de publier, dans les *Comptes rendus de la Société de Biologie* (séance du 4 janvier 1890), une réplique à ma note. Je tiens à la reproduire ici afin de réunir, dans un même recueil, tous les éléments du débat.

Voici donc cette réponse :

A M. Van Beneden fils, au sujet de ses découvertes sur la division nucléaire, par M. Léon Guignard.

M. Van Beneden fils vient de faire paraître dans ses Archives de Biologie (¹), *au sujet d'une note présentée par moi en 1887 à la Société botanique de France* (²), *sur une question*

(¹) Tome IX, 1889.

(²) *Quelques remarques à propos d'un récent travail de MM. Ed. Van Beneden et Ad. Neyt sur l'Ascaris megalocephala* ; nov. 1887.

de priorité relative à la division nucléaire, un article contenant une réponse que le Comité de rédaction de la Société n'avait pas cru, en raison de la forme, devoir insérer dans son Bulletin. *Dans cet article intitulé :* Monsieur Guignard et la division longitudinale des anses chromatiques, *le zoologiste belge tient à réfuter les accusations portées contre lui par un botaniste " qui, dit-il, à raison de ses travaux sur la division indirecte des cellules végétales, jouit probablement en France d'une certaine renommée „.*

Je n'ai malheureusement pas, comme M. Édouard Van Beneden, l'avantage de porter le nom d'un savant fort connu, ni le mérite d'en avoir rehaussé la notoriété par des revendications incessantes et des polémiques dont le ton seul a déjà suffi à le rendre aussi célèbre en France qu'à l'étranger.

L'honorable zoologiste ne pourra pourtant qu'être flatté de me voir appeler encore l'attention sur ses propres travaux et l'aider à éclairer le lecteur, auquel il est bien permis d'ignorer les détails de certains phénomènes de la division nucléaire. Je ne saurais, en tout cas, imiter ni le langage, ni les procédés de M. Van Beneden fils, ni m'attarder à montrer à un contradicteur qui, entre autres aménités, m'adresse le reproche de mauvaise foi, que je n'ai nullement manqué de courtoisie à son égard. Il oublie que je l'ai remercié par lettre de l'envoi de son travail de 1887 sur la fécondation. Je n'ai pas omis non plus de lui envoyer ma Note du Bulletin de la Société botanique, *note dans laquelle je rétablissais l'exactitude des faits. Si, comme il s'en plaint, il ne l'a pas reçue, je ne puis que le regretter.*

Dans cette Note, je commençais par préciser le point en discussion dans les termes suivants :

> " *On sait que les éléments chromatiques du noyau, après avoir pris la forme de bâtonnets ou de segments plus ou moins incurvés, se rassemblent, à un moment donné, à l'équateur du fuseau nucléaire, pour former la " plaque ou étoile nucléaire „. Puis, chacun de ces bâtonnets ou segments chromatiques se dédouble suivant sa longueur en deux moitiés égales qui s'écartent l'une de l'autre et* se rendent en sens opposé à chacun des pôles du fuseau *pour y constituer les deux nouveaux noyaux.* „

Je mets à dessein en italique les mots qui se rapportent au phénomène dont M. Van Beneden fils m'accuse de n'avoir rien dit : (¹) *je n'aurais, d'après lui, voulu parler que du dédoublement longitudinal, envisagé sans le cheminement aux pôles des moitiés qui en proviennent.*

*C'est ce transport aux pôles qu'il prétend avoir découvert chez l'*Ascaris, *en même temps que Heuser dans les cellules végétales. J'aurais confondu deux choses totalement différentes : d'une part le dédoublement longitudinal ; d'autre part, le cheminement aux pôles des anses qui en résultent. Je n'aurais nullement compris la raison d'être du dédoublement, dont M. Van Beneden fils ne peut d'ailleurs me contester la découverte chez les plantes ; j'aurais poussé la légèreté et l'injustice jusqu'à l'accuser d'un désir immodéré de s'approprier les résultats de ses devanciers, et, par un procédé inqualifiable, j'aurais altéré et tronqué son texte, etc.....*

Je ne crois pas devoir répondre en détail à de pareilles accusations. Toute la question est de savoir si, oui ou non, M. Van Beneden fils et M. Heuser ont été les premiers à faire connaître le cheminement, le transport aux pôles des segments secondaires.

Il est de toute évidence que le dédoublement longitudinal des segments primaires et le transport des segments secondaires, en sens inverses, aux deux pôles du fuseau, sont si étroitement liés l'un à l'autre dans la marche normale de la division que, sans le second, le premier n'aurait pas de raison d'être. En effet, le dédoublement longitudinal ayant pour but la répartition égale des éléments chromatiques du noyau primaire entre les deux noyaux secondaires, implique forcément le cheminement vers les deux pôles, en sens opposés, de chacune des moitiés d'un

---

(¹) Pardon : J'ai dit que, dans son mémoire de 1884, Monsieur Guignard n'a constaté que le dédoublement, qu'il n'a fait aucune observation relative au cheminement en sens opposé ; tandis que, dans sa note à la Société Botanique de France, confondant dédoublement et cheminement en un seul et même phénomène, il revendique la découverte du cheminement en sens opposés sans l'avoir constaté.

ÉDOUARD VAN BENEDEN.

segment primaire. Sans cela, à quoi servirait ce dédoublement et quel serait, en outre, la raison d'être de la plaque nucléaire si les deux moitiés d'un même segment, au lieu de cheminer en sens opposés vers les pôles, devaient, par exemple, se rendre l'une et l'autre au même pôle et entrer dans la constitution d'un même noyau secondaire? A moins de discuter uniquement sur des mots, parler de dédoublement, c'est parler du fait essentiel avec ses conséquences forcées. Si, dans les cellules animales surtout, le dédoublement est souvent visible assez longtemps avant la séparation des moitiés de segments auxquelles il donne naissance, dans les cellules végétales le cheminement a souvent lieu en même temps que le dédoublement, et, au stade de la plaque nucléaire, les deux moitiés d'un même segment sont déjà séparées et se dirigent vers les pôles, à l'extrémité qui regarde le centre de la plaque, tandis que, à l'autre extrémité du segment, le dédoublement est à peine apparent. Le passage de ma Note, reproduit en italique, montre bien, d'ailleurs, que je n'entendais pas séparer les deux choses. (1)

Mais ce n'est pas ainsi que M. Van Beneden fils comprend les faits, et, qui plus est, personne avant lui n'a ni démontré, ni même soupçonné la raison d'être du dédoublement longitudinal.

Qu'on en juge plutôt par le passage suivant de sa réponse :

„ *Quant à M. Guignard*, il n'a pas même soupçonné qu'il importait de rechercher ce que deviennent les anses jumelles; *et de fait, ses observations manquent totalement de la précision et de la continuité nécessaires pour l'étude du problème si fondamental de la destinée des anses secondaires.... Il a vu des éléments chromatiques en voie de division longitudinale dans des cellules végétales, confirmant en cela les données de Flemming, de Pfitzner et de Retzius dans les cellules animales.* Mais il n'a pas cherché à résoudre la question de savoir ce que deviennent les anses jumelles. *C'est cette question que j'ai résolue concurremment avec Heuser; c'est cette découverte que j'ai revendiquée et dont je continue à réclamer la priorité.* „

---

(1) C'est précisément ce que je reproche à Monsieur Guignard. Il fallait séparer les deux choses : avant d'affirmer le cheminement en sens opposés il importait de rechercher par l'observation si réellement il se produit. ÉDOUARD VAN BENEDEN.

Même affirmation dans les lignes qui suivent :

> *“ Si Pfitzner et Retzius ont confirmé l'importante découverte de Flemming, si M. Guignard a constaté le même dédoublement dans les cellules végétales à une époque où Strasburger niait encore son existence, ni Flemming, ni Pfitzner, ni Retzius, ni M. Guignard, n'ont réussi à établir que les anses secondaires, résultant du dédoublement d'une anse primaire, se rendent l'une à l'un des pôles, l'autre à l'autre pôle de la figure dicentrique. „*

Telle est l'idée que M. Van Beneden fils a de la perspicacité de ses devanciers.

En opposant à mon tour, à une négation aussi catégorique, un démenti formel, je me demande en quels termes il faut s'exprimer pour être compris, si les passages suivants de mes publications n'indiquent pas clairement ce cheminement des anses jumelles, que M. Van Beneden fils veut absolument avoir découvert.

Tout d'abord, dans ma Note préliminaire à l'Académie des sciences du 23 septembre 1883, on peut lire l'indication suivante :

> *“ Chaque moitié des segments, devant concourir à la formation des deux noyaux-filles, tourne l'une de ses extrémités plus ou moins recourbée, ou l'angle formé par ses deux branches si la courbure se fait au milieu, dans la direction des pôles qui constituent deux nouveaux centres d'attraction autour desquels les segments dédoublés affectent une disposition rayonnante. „*

Il me semble qu'il s'agit déjà, dans cette citation, du sort des anses jumelles. *Mais admettons qu'elle ne soit pas suffisamment explicite.*

Dans mon mémoire détaillé, paru le 1^er^ février 1884 (¹), *par conséquent avant celui de M. Van Beneden fils* (²), *je décris, à la page 26, le dédoublement longitudinal des segments primaires*

(¹) *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire.* (Ann. des sc. nat. Bot., 6e série, t. XVII, 1884, cahier n° 1.)

(²) « Le premier exemplaire de mon mémoire, dit l'auteur, fut remis à Dubois-Raymond, lors de son passage à Liège, le 4 *avril* 1884. Le travail de Heuser parut dans le courant de mars 1884. »

dans le noyau du sac embryonnaire du Lilium, *et je dis formellement qu'ils se séparent* " en deux moitiés destinées chacune à l'un des noyaux-filles „. *Oui ou non, s'agit-il ici du* sort des anses jumelles ?

Si, dans d'autres passages, je n'ai pas constamment répété que les deux moitiés d'un même segment se dirigent vers les pôles opposés, le sens n'en est pas plus douteux, je pense, que dans cette phrase de la page 11, concernant la division des cellules-mères du pollen :

> " *Les deux moitiés s'isolent complètement. Dès lors, le nombre de bâtonnets est doublé : au lieu de douze, on en compte vingt-quatre.* Chacune des deux moitiés entrera dans la formation d'un des noyaux-filles. „

Il importe peu, d'ailleurs, au point de vue de la destinée et du transport des segments dédoublés, que, dans le cas particulier des cellules-mères du pollen, les phénomènes antérieurs au dédoublement n'aient pas été, jusqu'en 1884, exactement interprétés.

A ces citations, je pourrais en ajouter d'autres pour montrer que la généralité du phénomène ne m'avait nullement échappé. Quant à son importance, je l'ai suffisamment fait ressortir dans mes conclusions générales, page 29 :

> " *Il est évident, disais-je alors, que ce dédoublement constitue un phénomène très important dans la division du noyau.* „

Or, comment aurais-je pu m'exprimer ainsi, si je n'avais eu la preuve qu'il servait à répartir, d'une façon égale, la substance des segments primaires entre les deux nouveaux noyaux, en fournissant à l'un et l'autre une moitié de ces segments ? (¹)

C'est pourquoi, dans une Note rectificative qui a si fort exaspéré M. Van Beneden fils, après avoir nettement précisé la question dans les termes qui ont été reproduits plus haut, j'ai pu simplement faire mention du dédoublement longitudinal, parce

---

(¹) Est-ce que par hasard Flemming qui n'a rien affirmé, en ce qui concerne le sort des anses jumelles, n'aurait pas considéré le dédoublement comme un fait important? Ed. Van Beneden.

que c'est, en somme, le fait important, nié jusqu'en 1884 par Strasburger et dont l'idée même du cheminement est inséparable.

D'ailleurs, en 1884, dans le mémoire où il rendait compte des récentes découvertes sur la division nucléaire (1)*, Strasburger n'a pas élevé la moindre objection contre mes résultats, ni fait observer que, si j'avais vu le dédoublement, je n'avais pas aperçu le cheminement. Et pourtant il exposait en même temps les recherches de Heuser.*

D'autre part, l'honorable zoologiste me reproche de l'avoir accusé de n'avoir pas cité ses devanciers, afin de pouvoir s'approprier la découverte du dédoublement longitudinal. Il oublie que, dans mon travail de 1885 (2)*, j'empruntais à son mémoire de 1884 sur l'*Ascaris *la citation suivante, qui fait suite aux passages où il mentionne la découverte de ce phénomène par Flemming et d'autres :*

> *" C'est, à mon avis, l'un des faits les plus importants de la karyokinèse. „*

Cette citation prouve deux choses : d'abord, que je n'ignorais pas en 1885 qu'il eût parlé de ses devanciers et que je ne pouvais l'accuser en 1887 de vouloir s'approprier la découverte du dédoublement longitudinal ; ensuite, que le dédoublement longitudinal, parce qu'il l'envisageait évidemment avec ses conséquences et qu'il le considérait alors comme inséparable du cheminement, avait en 1884, pour M. Van Beneden fils, un intérêt considérable. Mais aujourd'hui ce même dédoublement perd de son importance, c'est le cheminement qui est le fait capital, comme si ces deux choses pouvaient aller l'une sans l'autre ! L'intérêt des faits change pour les besoins de la cause, et l'auteur en arrive à dire que personne avant lui, ni Flemming, ni aucun autre, n'a soupçonné la raison d'être du dédoublement !

Si Flemming n'a pas réussi à fournir la preuve directe du transport aux pôles des segments secondaires, il a pourtant écrit ce qui suit (3) *:*

---

(1) *Die Controversen der indirecten Kerntheilung*, 1884.

(2) *Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire*, p. 313, 1885.

(3) *Zellsubstanz, Kern-und Zelltheilung*, p. 238, 1882

“ On peut donc penser que, des deux anses jumelles de chaque segment, l'une est destinée à l'un des noyaux-filles et l'autre à l'autre noyau. „

En présence de cette opinion et des schémas que ce savant a pu donner avec raison du phénomène dans une des planches de son mémoire, je n'ai jamais songé un seul instant à diminuer le mérite de ses observations, au point de dire, comme M. Van Beneden fils, que personne n'avait soupçonné la raison d'être du dédoublement (¹). *C'est pourquoi j'ai pu faire remarquer en toute justice, je crois, qu'on eût aimé à retrouver dans cette discussion les noms de Flemming et d'autres qui avaient préparé les voies aux découvertes ultérieures.*

En résumé, il résulte des textes et des dates que M. Van Beneden fils n'a pas plus de droit de prétendre à la découverte du cheminement qu'à celle du dédoublement ; je pense avoir montré avant lui leur existence générale chez les végétaux, alors que Strasburger ne l'admettait pas encore pour les cellules végétales et qu'il croyait pouvoir rejeter en même temps les conclusions de Flemming pour les cellules animales.

M. Van Beneden fils a découvert en 1884 ce que j'avais fait connaître dès 1883. Il me semble inutile d'insister davantage : je crois n'avoir méconnu, dans cette controverse, ni la vérité, ni la justice, et je pourrais peut-être retourner au zoologiste de Liège son reproche de légèreté.

Il me sera permis de constater :

1° Que M. Guignard abandonne complètement l'accusation qu'il avait cru pouvoir formuler en m'attribuant l'intention de revendiquer pour mon compte personnel une découverte qui appartient à Flemming ;

2° Qu'il ne conteste pas l'altération de texte que je lui ai reprochée.

Monsieur Guignard porte la discussion sur un autre terrain

(¹) M. Van Beneden fils invoque, à l'appui de ses revendications, un passage d'une conférence de Waldeyer où la découverte du cheminement lui est attribuée ainsi qu'à Heuser. Ce passage ne prouve qu'une chose : c'est que Waldeyer, qui avait d'abord dit que Rabl en était l'auteur, n'était pas suffisamment renseigné.

sans renoncer toutefois aux procédés de polémique dont il a fait usage dans sa première note.

Il revendique pour son compte personnel, nous allons voir par quels moyens, non seulement la découverte du dédoublement longitudinal des chromosomes primaires dans les cellules végétales, mais aussi celle du cheminement en sens opposés des anses jumelles résultant de ce dédoublement ; il aurait été le premier à affirmer la répartition égale entre noyaux secondaires de la chromatine d'un noyau primaire. A ses yeux, le dédoublement longitudinal et le cheminement en sens opposés des produits de la divison se confondent en un seul et même phénomène, en ce sens que l'un est la conséquence nécessaire de l'autre ; la découverte du dédoublement implique donc forcément celle de la répartition égale entre noyaux dérivés.

Avant d'entrer dans la discussion relative à la question de priorité, je dois exprimer le profond regret que j'éprouve de voir M. Guignard persister dans ce déplorable système qui consiste à prêter à ceux que l'on combat des idées qu'ils n'ont jamais eues, à leur attribuer des affirmations qu'ils n'ont pas formulées.

1° Il me fait dire qu'avant moi personne, ni Flemming, ni aucun autre auteur, n'a soupçonné la raison d'être du dédoublement longitudinal. Voici ce qu'il écrit :

“ Mais ce n'est pas ainsi que M. Van Beneden fils com-
“ prend les faits et, qui plus est, personne avant lui n'a ni
“ démontré, ni même soupçonné la raison d'être du dédouble-
“ ment longitudinal. „

Et plus loin :

“ L'intérêt des faits change pour les besoins de la cause et
“ l'auteur (M. Van Beneden fils) en arrive à dire que personne
“ avant lui, ni Flemming, ni aucun autre n'a soupçonné la
“ raison d'être du dédoublement! „

Je suppose que M. Guignard tiendra à honneur de justifier cette affirmation en citant le texte sur lequel il se fonde pour m'attribuer cette pensée. En attendant, je le prie de vouloir bien lire la page 544 de mon mémoire de 1884; il y trouvera au 3e alinéa :

“ La raison du dédoublement des cordons chromatiques, lors “ de la division des noyaux, a été soupçonnée par Flemming ; “ il s'est demandé si chaque anse primaire ne fournit pas une “ anse secondaire à chacun des noyaux-filles. Quelque probable “ que lui paraissait cette hypothèse, qui était de nature à faire “ comprendre le pourquoi du dédoublement, il ne pouvait l'ap- “ puyer sur aucun fait d'observation; le nombre considérable “ des anses que l'on observe dans les noyaux de la salamandre “ ne permet pas de suivre chacune des anses et de voir ce “ qu'elle devient. „

Voilà comment j'aurais affirmé que personne avant moi, ni Flemming, ni aucun autre auteur, n'a soupçonné la raison du dédoublement.

Je n'ai pas écrit davantage que M. Guignard n'aurait pas soupçonné la raison du dédoublement, mais bien ceci :

“ Flemming, grâce à l'esprit de critique et au talent d'ana- “ lyse qui le distinguent, a parfaitement compris que la question “ de savoir ce qu'il advient des anses secondaires est entière- “ ment distincte de celle du dédoublement; il reconnaît avec “ franchise et loyauté que ses observations ne lui permettent “ pas de la résoudre. Quant à *M. Guignard, il n'a pas même* “ *soupçonné qu'il importait de* RECHERCHER *ce que deviennent* “ *les anses jumelles.* „

Ce qui veut dire, si je ne me trompe, que Flemming a parfaitement distingué entre l'hypothèse et le fait, entre la possibilité et la réalité : il n'a rien affirmé quant à la destinée des anses jumelles, parce que ses observations ne l'autorisaient pas à rien affirmer à cet égard. Mais M. Guignard, lui, n'a pas l'air de se douter que le fait du dédoublement n'entraîne pas nécessairement le cheminement en sens opposés et que dès lors avant d'affirmer il importe d'observer.

A-t-il constaté objectivement le fait qu'il affirme? C'est là un point que j'examinerai plus loin. J'ai voulu montrer seulement ici que pour m'attribuer l'idée que personne avant moi n'aurait soupçonné la raison d'être du dédoublement, il faut que M. Guignard n'ait pas lu mes travaux ou qu'il les ait parcourus trop superficiellement, pour avoir pu se rendre compte de ce qu'ils renferment.

2° Monsieur Guignard me fait dire encore que le fait essentiel de la karyokinèse ne serait plus aujourd'hui le dédoublement, mais bien le cheminement en sens opposés des anses jumelles :

" .... Mais aujourd'hui le même dédoublement perd de son
" importance, c'est le cheminement qui est le fait capital,
" comme si les deux choses pouvaient aller l'une sans l'autre. „

Je prie mon savant contradicteur de vouloir bien signaler une phrase quelconque de l'un quelconque de mes écrits d'où l'on pourrait conclure que le dédoublement ne serait pas, à mes yeux, le fait capital de la mitose. La pensée qui m'est attribuée est un véritable non sens.

J'en viens à la question de priorité.

Pour établir qu'il aurait été le premier à FAIRE CONNAÎTRE le cheminement en sens opposés des anses jumelles et la répartition égale de la chromatine d'un noyau en division entre les deux noyaux secondaires, M. Guignard s'appuie dans sa réplique : 1° sur sa note préliminaire à l'Académie des Sciences du 23 septembre 1883 ; 2° sur le mémoire détaillé inséré dans les Annales des Sciences naturelles botaniques, 6e série, t. XVIIe, 1er février 1884, cahier n° 1.

Je me permettrai tout d'abord de poser une question.

A quelle date est sorti des presses, c'est-à-dire quand a été distribué le cahier n° 1, tome XVII, 1884, des Annales des Sciences naturelles botaniques? Est-ce le 1er février, comme l'indique M. Guignard dans sa réplique, est-ce en janvier, comme il le certifie dans une autre de ses publications, ou est-ce postérieurement au 1er février, comme il résulte des renseignements que j'ai recueillis. Le libraire Thomas, 6, place de la Sorbonne, à Paris, qui fournit les Annales à la bibliothèque de notre Université, écrit, à la date du 24 janvier 1890, à M. Grandjean, bibliothécaire à Liége : “ Les fascicules des Annales des Sciences naturelles paraissent généralement un ou deux mois après la date indiquée sur la couverture. J'en ai fait très souvent la remarque depuis vingt ans que ce recueil me passe par les mains et je suis allé *moi-même* m'en assurer chez l'éditeur. „

M. Guignard voudra bien, je l'espère, nous renseigner sur le point de savoir si le fascicule qui contient son mémoire in-extenso a réellement paru à la date du 1er février.

Je suis tout prêt d'ailleurs à accorder qu'il en est ainsi et que, par conséquent, non seulement la communication préliminaire insérée aux Comptes Rendus, mais aussi le travail détaillé, ont été publiés l'un et l'autre avant le mémoire de Heuser et avant mes recherches sur la fécondation.

La question se pose donc comme suit : Qu'est-ce que Monsieur Guignard a fait connaître en matière de cheminement des anses jumelles ?

Pour se rendre compte de ce que l'auteur a observé, il convient de recourir à son mémoire détaillé. Sa note à l'Institut ne formule que des conclusions et il est difficile, à raison de la concision inévitable d'une communication préliminaire, de juger de la portée de ces conclusions, voire même du sens que l'auteur a voulu y attacher.

Les observations de M. Guignard se rapportent à deux catégories d'objets : il a étudié 1° la division des cellules-mères polliniques dans une série de plantes, monocotylédones et dicotylédones (*Lilium martagon, Allium ursinum, Alstrœmeria pelegrina, Listera ovata, Agapanthus umbellatus, Tricyrtis hirta, Funkia, Uropetalum, Hemerocallis, Campanula,* etc.) ; 2° la multiplication nucléaire dans le sac embryonnaire, préalablement et postérieurement à la fécondation et dans l'albumen en voie de formation, chez *Lilium martagon, Lilium candidum*, et autres espèces voisines, chez *Tradescantia, Pedicularis, Viola Koppii, Clematis maritima, Alstrœmeria pelegrina* et *A. versicolor*. Les phénomènes essentiels de la mitose ne s'accompliraient pas de la même manière dans tous les cas.

Dans la mitose des cellules polliniques, la division longitudinale des chromosomes primaires ferait défaut; il se produirait au contraire deux segmentations transversales successives et, dans les objets étudiés par M. Guignard, tout se passerait conformément à la description que Strasburger a donnée de la division des cellules-mères du Pollen chez *Fritillaria*, etc. Chez *Lilium martagon*, les segments résultant d'une première division transversale des cordons chromatiques deviennent peu à peu plus courts et plus épais. " Chacun d'eux se courbant vers " le milieu de sa longueur rapproche ses deux extrémités l'une " de l'autre; il se fait peu à peu entre elles un accolement " longitudinal. „ A ces segments pliés et formés de deux moitiés plus ou moins complètement accolées l'une à l'autre, M. Guignard donne le nom de *bâtonnets*. " On observe bientôt " une division de chaque bâtonnet en ses deux moitiés constitutives. Les branches qui s'étaient rapprochées et soudées se " séparent l'une de l'autre en offrant des dispositions variées, " dont la plus commune est représentée dans la fig. 11; une " autre est indiquée dans la figure 12, vue par le pôle, comme la " précédente. Les deux moitiés s'isolent ensuite complètement. " Dès lors, le nombre des bâtonnets est doublé : au lieu de " douze, on en compte vingt-quatre. Chacune des moitiés " entrera dans la formation d'un des noyaux-filles. „

Il résulte clairement de la description donnée par M. Guignard et notamment des passages reproduits ci-dessus, qu'il ne se produirait pas ici, pas plus d'ailleurs que dans les cellules-filles polliniques, non seulement du *Lilium martagon*, mais de toutes les formes de monocotylédones et de dicotylédones étudiées par lui, de dédoublement longitudinal des chromosomes primaires, mais bien une seconde segmentation transversale. Il ne peut donc être question ici d'anses secondaires et jumelles. La phrase reproduite plus haut : " Dès lors le nombre des bâtonnets est doublé : au lieu de douze on en compte vingt-quatre. " Chacune des moitiés entrera dans la formation des noyaux- " filles „, cette phrase que M. Guignard invoque dans sa réplique pour établir qu'il aurait affirmé le premier le cheminement en sens inverses des anses jumelles, n'est pas même relative à la division longitudinale des chromosomes primaires. De deux choses l'une, ou M. Guignard confond cette seconde segmentation transversale avec le dédoublement longitudinal découvert par Flemming, ou il cherche, en vue d'établir ses prétendus droits de priorité, à faire croire que dans la phrase citée il a eu en vue les anses jumelles, alors qu'en réalité elle vise les éléments résultant d'une seconde segmentation transversale.

M. Guignard donne, il est vrai, à cette seconde segmentation transversale, le nom de " *dédoublement longitudinal* „. En partant de la division des cellules-mères polliniques de l'*Allium ursinum L.*, qui s'accomplit essentiellement de la même manière que chez *Lilium martagon*, il dit, en effet : " La division de la " plaque nucléaire se fait comme dans le Lilium : Les nouveaux " éléments chromatiques provenant du dédoublement longi-" tudinal de ses huit bâtonnets prennent la forme d'U ou de V " en se transportant aux pôles. „ Dès le moment où il appelle dédoublement longitudinal, ce qui n'est en fait qu'une seconde segmentation transversale et où, par conséquent, il ne peut plus être question ni d'anses secondaires ni de cheminement en sens opposés de ces anses, pour cette raison que ces anses n'existeraient point, je demande en quoi la seule phrase de la note du 23 septembre 1883, qui soit relative au dédoublement, pourrait établir que l'auteur aurait visé le cheminement en sens opposés des anses jumelles!

Voici cette phrase que M. Guignard invoque à l'appui de sa réclamation :

" Chaque moitié des segments, devant concourir à la formation " des deux noyaux-filles, tourne l'une de ses extrémités plus ou " moins recourbée, ou l'angle formé par ses deux branches, si la " courbure se fait au milieu, dans la direction des pôles qui con-" stituent deux nouveaux centres d'attraction, autour desquels " les segments dédoublés affectent une disposition rayonnante. „

La division longitudinale des chromosomes primaires ferait défaut dans toute mitose de cellules polliniques. L'auteur nous apprend, en effet, dans ses conclusions : “ Dans les noyaux des “ cellules-mères polliniques, les deux moitiés qui forment par “ leur soudure longitudinale un bâtonnet se séparent l'une de “ l'autre par dédoublement longitudinal et par une rupture qui “ se produit à l'endroit de la courbure du segment chromatique. “ Il en résulte deux nouveaux bâtonnets, moitié moins épais, “ qui doivent appartenir chacun à l'un des noyaux-filles. Tel “ est le cas du Lilium, de l'Allium, de l'Alstræmeria, etc., qui “ ressemblent complètement sous ce rapport au Fritillaria “ étudié par Strasburger. „

Ainsi donc, il en convient lui-même, M. Guignard n'a fait que confirmer, en ce qui concerne la mitose des cellules-mères polliniques, les données de Strasburger, qui contestait, contre Flemming, l'existence du dédoublement longitudinal. Et après cela, il invoque des observations sur cet objet pour soutenir qu'il aurait été le premier à signaler l'existence d'un phénomène qui présuppose ce même dédoublement longitudinal.

Si M. Guignard a méconnu l'existence de la division longitudinale des anses primaires dans les cellules-mères du pollen, il n'en est pas de même pour les mitoses observées par lui dans le sac embryonnaire préalablement et consécutivement à la fécondation. Les descriptions et les figures qu'il publie ne peuvent laisser aucun doute à cet égard. Il a très nettement observé, décrit et figuré dans ces noyaux en cinèse, le dédoublement longitudinal.

Mais il aurait tort de s'attribuer la priorité de cette découverte dans les cellules végétales.

Dès 1880, Flemming a constaté le fait chez Nothoscordon (¹). Dans son grand ouvrage “ Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung „ publié en 1882, le même auteur a représenté Planche IV *b*, figure 70 une cellule de *Lilium tigrinum* démontrant la division longitudinale des chromosomes primaires aussi distinctement

---

(¹) Flemming. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle*. Th. II. Archiv für mikrosk. Anatomie. 1880 Tab. II fig. 21. Reproduite dans Sachs : Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 123. Fig. 4.

et aussi indiscutablement que n'importe quelle figure du mémoire de M. Guignard. Flemming dit avoir eu sous les yeux de nombreuses cellules végétales, démontrant le dédoublement, dans des préparations de *Lilium tigrinum* et de *Nothoscordon fragans*. Il évalue à deux ou trois douzaines le nombre des cellules dans lesquelles les chromosomes étaient manifestement en voie de dédoublement. (Ibidem, page 311.)

Il en conclut que le phénomène qu'il a découvert chez la Salamandre se produit également chez les végétaux et il attribue à l'action des réactifs, qui déterminent fréquemment une soudure artificielle des anses jumelles, l'opposition de Strasburger. Flemming a constaté en outre que dans les anses secondaires des cellules végétales (Lilium croceum) (¹), les anses sont moitié moins épaisses que les anses primaires, tout comme chez la Salamandre et que le nombre total des anses du dyaster est double environ de celui de l'aster primaire.

C'est donc à Flemming et non à M. Guignard, dont les publications datent de 1883 et de 1884, que revient le mérite de la découverte du dédoublement longitudinal, non seulement chez les animaux, mais aussi chez les végétaux. M. Guignard a confirmé par de nombreuses observations la découverte de Flemming et ce à une époque où Strasburger contestait encore la réalité des faits. Mais l'opposition de Strasburger ne peut faire qu'une découverte qui appartient à Flemming devienne la propriété de M. Guignard.

Il me reste à examiner un dernier point.

M. Guignard a-t-il fait connaître le premier, comme il le prétend, le cheminement en sens opposés des anses jumelles résultant du dédoublement longitudinal des chromosomes primaires. Dans sa réplique, il fonde sa revendication sur trois citations.

Voici la première.

“ Les deux moitiés s'isolent complètement. Dès lors le

(¹) FLEMMING. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*. 1882, page 311. Tab. IV 6, fig. 70.

“ nombre des bâtonnets est doublé : au lieu de douze on en
“ compte vingt-quatre. Chacune des moitiés entrera dans la
“ formation d'un des noyaux-filles. „

J'ai montré plus haut que l'auteur a en vue ici non des anses jumelles, mais bien les éléments provenant d'une seconde segmentation transversale. Si mon contradicteur était justifié à appuyer sa réclamation sur cette affirmation, par laquelle il ne fait que reproduire les données de Strasburger, ce n'est pas à M. Guignard, mais à Strasburger que reviendrait la découverte du sort des anses jumelles. Car l'éminent cytologue de Bonn a soutenu longtemps avant M. Guignard que chacune des moitiés d'un segment primaire, résultant d'une seconde segmentation transversale, entre dans la formation d'un des noyaux-filles. Il se trouverait ainsi que celui qui niait contre Flemming la réalité du dédoublement longitudinal aurait découvert le sort des anses jumelles dont il contestait l'existence !

Voici la seconde phrase qu'invoque M. Guignard pour établir ses droits de priorité.

“ Chaque moitié des segments, devant concourir à la formation
“ des deux noyaux-filles, tourne une de ses extrémités plus ou
“ moins recourbée ou l'angle formé par ses deux branches, si
“ la courbure se fait au milieu, dans la direction des pôles qui
“ constituent deux nouveaux centres d'attraction autour
“ desquels les segments dédoublés affectent une disposition
“ rayonnante. „

Qu'est-ce que M. Guignard entend par “ chaque moitié des segments „ et par “ segments dédoublés „ ? Nous avons vu qu'il confond sous une même dénomination (de dédoublement longitudinal) la seconde segmentation transversale signalée dans les cellules polliniques et la vraie division longitudinale des anses primaires. Comment mon savant contradicteur s'y prendrait-il pour établir qu'il avait en vue, en formulant cette proposition, les anses jumelles et non les bâtonnets segmentés ?

Ni l'une ni l'autre de ces deux premières citations ne prouve donc que M. Guignard aurait eu l'idée du cheminement en sens inverses des anses jumelles.

Il n'en est pas de même de la troisième.

A la page 26 de son Mémoire détaillé, l'auteur, après avoir nettement décrit le dédoublement longitudinal dans les noyaux du sac embryonnaire du *Lilium candidum*, dit formellement que les segments primaires se dédoublent " en deux moitiés destinées chacune à l'un des noyaux-filles „. Ici le doute n'est pas possible ; ce sont bien les anses jumelles que M. Guignard avait en vue. Il a donc affirmé le cheminement en sens inverses des anses secondaires résultant du dédoublement longitudinal.

La seule conclusion à tirer de cette affirmation, c'est que l'auteur a eu l'idée du cheminement en sens inverses. Mais cette idée, Flemming l'avait eue avant M. Guignard. Celui-ci a-t-il été plus loin que Flemming? A t-il tranché par l'observation une question que Flemming n'a pas résolue? A-t-il démontré ce que Flemming n'a fait que supposer ? Pour répondre à ces questions, il importe de lire attentivement le Mémoire détaillé de M. Guignard. Il ressort avec la dernière évidence de cet examen, non seulement que M. Guignard n'apporte AUCUNE OBSERVATION à l'appui de cette idée, mais qu'il n'a pas même soupçonné qu'il importait de diriger son attention sur cette question et de chercher à la résoudre objectivement.

Après avoir écrit cette phrase sur laquelle il fonde sa revendication : " Dans la figure 108, ils (les bâtonnets) sont manifestement sur le point de subir un dédoublement longitudinal et de se séparer ainsi en deux moitiés destinées chacune à l'un des noyaux-filles „, il ajoute quelques lignes plus bas : " je regrette de n'avoir pu suivre dans les détails toutes les phases de la division du noyau primaire ; c'est chose difficile quand il s'agit de cet organe ; mais il n'est pas douteux qu'elles ne ressemblent entièrement à celles que nous connaissons déjà.„

M. Guignard dira-t-il que ses observations en ce qui concerne la division des noyaux primaires du sac embryonnaire du *Lilium*, auquel s'appliquent les déclarations que j'ai rappelées, l'autorisaient à affirmer le cheminement en sens inverses de chacune des anses jumelles ?

Ces observations les a-t-il faites sur un autre objet ? Dans aucune des descriptions de la mitose relatives à d'autres noyaux, il n'est plus même question ni de cheminement des anses secondaires vers les pôles, ni de répartition égale de la chromatine primaire.

A la fin du mémoire, l'auteur résume ses conclusions. L'on n'y trouve pas une allusion, pas un mot qui soit relatif à ces phénomènes. Or, tous ceux qui connaissent pour l'avoir étudiée par eux-mêmes la question de la mitose savent que de tous les phénomènes l'un des plus difficiles à constater, sinon le plus difficile de tous, c'est précisément la marche des anses jumelles. Flemming reconnaît que ses observations ne l'autorisent pas à rien affirmer à cet égard. Pour résoudre la question au moyen d'un matériel aussi défavorable à cette étude que celui auquel M. Guignard a eu recours, défavorable à raison du nombre considérable des chromosomes primaires et de leur mode de groupement, il aurait dû tout au moins en faire l'objet d'un examen spécial et y consacrer par conséquent du temps et de la peine. MM. Heuser, Strasburger et Rabl ne me contrediront certainement pas sur ce point. Dès lors, je le demande, si ces observations il les avait faites, M. Guignard se serait-il abstenu de les relater, eût-il oublié de formuler dans ses conclusions les résultats de ses recherches? eût-il négligé de figurer quelques-unes au moins des figures établissant le cheminement en sens opposés ?

Dans le cours de l'année 1884, M. Guignard a publié de nouvelles observations sur la division cellulaire (¹). Il ne s'y trouve mentionné, pas plus que dans le mémoire publié dans les Annales des sciences naturelles, au début de la même année, aucune observation relative au cheminement en sens opposés. L'auteur rectifie ses observations antérieures sur la mitose des cellules-mères polliniques; l'incurvation des segments primaires, suivie de l'accolement des deux moitiés d'un même segment

---

(¹) *Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau-cellulaire*, 1884. Bulletin de la Société botanique de Lyon.

n'existerait point; mais il s'opérerait ici, comme dans les noyaux de l'albumen, du parenchyme des ovules, des ovaires, etc., un fendillement longitudinal. Je ferai remarquer que ce résultat avait été prévu par Flemming (*Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*, page 314) et que moi-même, discutant les observations de Strasburger, j'ai exprimé l'idée que ses figures pouvaient être interprétées comme indiquant l'existence d'une division longitudinale chez les végétaux (*Recherches sur la fécondation*, p. 596). Néanmoins je crois-pouvoir certifier que jamais Flemming ne revendiquera, pas plus que moi-même, la découverte du dédoublement longitudinal dans les cellules même Polliniques des végétaux. Autre chose l'hypothèse, autre chose l'observation. Ce phénomène serait donc général chez les végétaux, comme chez les animaux. Quant au sort des anses jumelles, elle ne préoccupe pas M. Guignard : son attention est toujours et exclusivement dirigée sur le fait du dédoublement longitudinal. Et cependant, au moment où il écrivait cette nouvelle brochure, les travaux de Heuser et de Strasburger établissant la réalité du transport en sens opposés avaient paru; ces travaux M. Guignard les connaissait; mais il n'avait pas encore saisi la haute portée de la démonstration fournie par Heuser.

Mon savant contradicteur n'a donc fourni aucune observation, aucune contribution à la démonstration du fait dont je revendique la priorité et pour Heuser et pour moi-même.

Comme Flemming, il a eu l'idée du cheminement en sens opposés. Mais en matière de sciences d'observation l'hypothèse ne suffit pas : un fait n'est acquis comme réel que quand il a été établi par l'observation.

Si quelque botaniste, après la publication du mémoire dans lequel Flemming signalait pour la première fois le dédoublement longitudinal chez la Salamandre, s'était avisé d'affirmer la réalité de ce même dédoublement dans les cellules végétales, sans l'avoir objectivement constaté au préalable, serait-il fondé à prétendre à la découverte de ce dédoublement chez les plantes? Là est toute la question. J'abandonne à ceux qui ont autorité pour se prononcer dans le débat soulevé par M. Guignard, le soin de la résoudre.

Je conclus :

Monsieur Guignard a admis *à priori* sans y être autorisé par aucune observation, l'hypothèse du cheminement en sens opposés des anses jumelles. Si la découverte de ce fait doit être attribuée à celui qui a le premier soupçonné son existence, cette découverte appartient à Flemming, non à M. Guignard.

Et si, comme le prétend M. Guignard, la division longitudinale impliquait nécessairement le cheminement en sens opposés, ce qui est absolument insoutenable, la découverte du cheminement appartiendrait une fois de plus à Flemming. Car c'est Flemming et non M. Guignard qui a le premier démontré l'existence du dédoublement non seulement chez les animaux, mais aussi chez les végétaux.

L'on sait aujourd'hui, grâce à mes recherches, à celles de Heuser et de Rabl, que le dédoublement longitudinal a pour résultat de répartir également la chromatine d'un noyau primaire entre les noyaux qui en dérivent. M. Guignard n'a pas compris la portée du phénomène, pour avoir confondu sous un même nom de " dédoublement longitudial „ le fendillement des anses découvert par Flemming et une seconde segmentation transversale admise par Strasburger, pour avoir admis en outre que chez les végétaux tantôt l'un, tantôt l'autre phénomène s'accomplit à l'exclusion de l'autre.

La première *démonstration* du cheminement en sens opposés des anses jumelles et de la répartition égale de la chromatine primaire entre les noyaux secondaires a été fournie par Heuser pour des cellules végétales, par moi pour des cellules animales.

Sur la circulation céphalique croisée, ou échange de sang carotidien entre deux animaux,

PAR

LÉON FREDERICQ.

Je prends deux chiens ou deux très grands lapins A et B, convenablement anesthésiés. Sur tous deux, je lie les vertébrales et je prépare les carotides. Sur tous deux, l'une des carotides, celle de droite, par exemple, est coupée en travers; puis je relie le bout central, cardiaque de la carotide droite du lapin A, avec le bout périphérique ou céphalique de la carotide droite du lapin B, au moyen d'un court tube de verre effilé en canule à ses deux extrémités, et rempli au préalable de la solution physiologique (Na Cl à 0.6 %). Un second tube établit pareillement la communication entre le bout central de la carotide droite de B et le bout périphérique de la carotide de A. La carotide gauche est ensuite liée chez les deux lapins.

Dans ces conditions, la tête du lapin A ne reçoit que du sang venant du corps de B, et la tête du lapin B ne reçoit plus que du sang venant de A. Il y a chez les deux animaux échange de sang carotidien ou circulation céphalique croisée par les canules placées dans les deux carotides droites.

Les animaux supportent parfaitement cette opération et ne présentent aucun trouble des mouvements respiratoires, ni des battements du cœur. L'expérience pourra être prolongée d'autant plus longtemps que les canules de verre qui relient les artères seront plus larges et plus courtes, ce qui retarde la coagulation du sang dans leur intérieur. Il arrivera cependant un moment où cet accident se produira fatalement, entraînant comme conséquence l'arrêt de la circulation commune et l'obstruction du dernier gros vaisseau nourricier de la tête.

Les lapins ne survivent généralement pas à cette oblitération et meurent en présentant les symptômes de l'anémie aiguë du cerveau, c'est-à-dire les phénomènes de dyspnée et de convulsions décrits pour la première fois par Kussmaul et Tenner. Chez les chiens, au contraire, il y a de larges anastomoses entre les vaisseaux encéphaliques et les vaisseaux spinaux : aussi l'oblitération simultanée des vertébrales et des carotides n'arrête pas la circulation encéphalique et ne présente pas les mêmes dangers que chez le lapin. Le fait a été signalé depuis longtemps.

Mais reprenons nos animaux au début de l'expérience, c'est-à-dire alors que la circulation commune fonctionne normalement, sans formation de caillots dans les canules. A ce moment, les deux lapins à circulation céphalique croisée permettent de réaliser une expérience que je considère comme très importante au point de vue de la théorie de la respiration.

Si l'on cherche à produire de la dyspnée chez le lapin A par l'un des moyens usuels (oblitération complète ou partielle de la trachée, respiration d'un mélange gazeux pauvre en O, ou riche en CO_2), c'est B, l'autre lapin, celui dont la tête reçoit le sang de A, qui présentera les symptômes de la dyspnée (mouvements respiratoires exagérés, profonds ; expirations actives pouvant dégénérer en convulsions, etc.), tandis que A pourra, tout au moins au début, présenter plutôt une tendance à l'*apnée*, c'est-à-dire une diminution dans l'amplitude des mouvements respiratoires.

Ces faits trouvent une explication des plus satisfaisantes, si l'on se place au point de vue de la théorie de Rosenthal sur la régulation des mouvements respiratoires.

Les muscles respiratoires reçoivent, comme on sait, leurs impulsions motrices de centres nerveux situés dans la moelle allongée (nœud vital de Flourens, centres respiratoires). Rosenthal admet que le degré d'activité de ces centres et l'énergie de la ventilation pulmonaire qui en est la conséquence, sont réglés à chaque instant par les besoins respiratoires de l'organisme ; et que c'est la qualité du sang (teneur en O et en CO_2) qui circule dans la moelle allongée, qui sert ici de régulateur : excitation exagérée des centres respiratoires (*dyspnée*), quand il y a pénurie d'oxygène ou excès de CO_2 dans le sang qui baigne la moelle allongée ; ralentissement ou arrêt momentané de la respiration (*apnée*), quand il y a excès d'oxygène ou déficit de CO_2 dans le sang de la circulation céphalique ; enfin respiration ordinaire ou *eupnée*, quand il y a une proportion moyenne de CO_2 et d'O dans le sang artériel de la tête.

Appliquons ces données à l'interprétation de notre expérience de circulation croisée. Au moment où l'on ferme la trachée du lapin A, l'air qui reste dans ses poumons se vicie en peu d'instants et le sang veineux qui revient aux poumons ne peut plus s'y charger d'oxygène ni s'y débarrasser de son excès de CO_2. C'est ce sang veineux non revivifié, non artérialisé, que le cœur lance ensuite dans tout le corps de A, sauf la tête, qui reçoit du sang normal venant de B. Les centres respiratoires de A, étant convenablement nourris et fournis de gaz vivifiant, ignorent la pénurie d'oxygène du reste du corps, et n'interviennent pas pour la corriger ; le lapin A ne montre aucun signe de dyspnée.

Chez le lapin B, au contraire, les centres respiratoires et la tête entière reçoivent du sang noir, veineux, venant de la carotide de A ; ils réagissent immédiatement comme si tout l'organisme de B était menacé d'asphyxie, en exagérant les mouvements respiratoires du thorax. Le lapin B présentera donc un accès de dyspnée, quoique tout le corps, sauf la tête, reçoive un sang artériel suroxygéné par les efforts respiratoires exagérés du thorax.

On peut donc modifier à volonté le rythme et le type des mouvements respiratoires en agissant uniquement sur la composition du sang qui circule dans la tête d'un animal. En effet, le seul lien physiologique qui existe entre la tête du lapin B et le corps du lapin A est constitué par le sang qui circule dans les canules de verre qui relient les deux animaux.

L'expérience telle que je viens de la décrire me paraît donner une démonstration simple et élégante de la théorie de Rosenthal, qui voit dans la composition du sang qui circule dans la tête le régulateur des mouvements respiratoires. Cette théorie a eu la fortune assez commune d'avoir été acceptée presque sans discussion pendant fort longtemps, et d'être, depuis plusieurs années, combattue avec acharnement par plusieurs des physiologistes qui se sont occupés de l'innervation de la respiration (Hoppe-Seyler, Marckwald, Mosso, etc.).

L'anémie expérimentale comme procédé de dissociation des propriétés motrices et sensitives de la moelle épinière,

PAR

Léon FREDERICQ.

§ I.

Lorsqu'on pratique sur le lapin la ligature de l'aorte abdominale, on observe presque immédiatement la suppression de la motilité et de la sensibilité dans l'arrière-train de l'animal (expérience dite de Sténon (1)).

Schiffer (2) a montré que la paralysie et l'anesthésie sont ici d'origine médullaire et que les organes périphériques, nerfs, muscles, etc., supportent beaucoup plus longtemps que la moelle lombaire la privation de sang artériel. Parmi ces organes périphériques, les plaques terminales des nerfs moteurs ainsi que les terminaisons des nerfs sensibles sont atteintes en premier lieu, bien avant les muscles; et ceux-ci, à leur tour, résistent moins longtemps que les troncs nerveux (Brown-Séquard).

---

(1) Il vaudrait mieux, me semble-t-il, donner à l'occlusion de l'aorte des Mammifères, le nom d'*expérience de Swammerdam*, puisque Swammerdam a le premier réalisé cette opération sur un Mammifère, tandis que Sténon expérimentait sur des Poissons.

Tous les deux ont publié leurs recherches la même année : JOHANNIS SWAMMERDAMI. *Tractatus de Respiratione*, Lugd. Batav., 1667, pp. 61-62. — NICOLAI STENONIS. *Element. myologiæ specimen, cui accedunt canis carchariæ dissectum caput et dissectus piscis ex canum genere.* Amstelodamiae, 1667, p. 109. (Cités par Spronck.)

(2) SCHIFFER. *Ueber die Bedeutung des Stenson'schen Versuches.* Centralblatt für die medicinischen Wissenschafte. 1869, n^os^ 37 et 38, p. 579 et 593.

Si l'expérience est faite chez le chien ou le chat, la paralysie motrice de la moelle peut être précédée d'une phase d'excitation de cet organe, se traduisant par des convulsions passagères (convulsions anémiques) dans les muscles de l'arrière-train (Haller, Vulpian, Luchsinger, etc. (1)).

Si on relâche la ligature aortique, les symptômes de paralysie et d'anesthésie de l'arrière-train se dissipent ultérieurement, à condition que l'occlusion de l'aorte n'ait pas duré trop longtemps (oblitération de l'aorte par le procédé de du Bois-Reymond (2)). La restitution peut encore se faire après une interruption de la circulation d'un quart d'heure, d'une demi-heure ou même de plus d'une heure, d'après Stannius et Brown-Séquard (3). Cependant, d'après Ehrlich et Brieger, Spronck, après une heure d'anémie, la mort de la moelle lombaire est, en général, irrévocable. Ceci n'empêche nullement l'animal de continuer à vivre et permet d'étudier les effets de la nécrose anémique sur les éléments histologiques de la moelle lombaire et des nerfs périphériques (4).

---

(1) Albrecht von Haller. *Deux mémoires sur le mouvement du sang.* Lausanne, 1756, pp. 43 et 203. (Cité par Luchsinger.)

S. Mayer. *Zur Lehre von der Anämie des Rückenmarkes.* Zeitschrift für Heilkunde, 1883, IV, p. 26.

Luchsinger. *Zur Kenntniss der Functionen des Rückenmarkes.* Archiv für die gesammte Physiologie, 1878, XVI, p. 510.

(2) E. du Bois-Reymond. *Abänderung des Stenson'schen Versuches für Vorlesungen.* Archiv für Anatomie und Physiologie, 1860, p. 639.

(3) Stannius. *Untersuchungen über Leistungsfähigkeit der Muskeln und Todtenstarre.* Archiv für physiologische Heilkunde, 1852, XI, p. 1. (Cité par Spronck.)

Brown-Séquard. *Analyse des recherches de Kussmaul et Tenner.* Journal de la physiologie de l'homme et des animaux, 1858, I, p. 201.

Sur la persistance de la vie dans les membres atteints de rigidité qu'on appelle cadavérique. Comptes rendus, 1851, t. XXXII, p. 855 et 897.

(4) Ehrlich et Brieger. *Ueber die Ausschaltung des Lendenmarkgrau.* Zeitschrift für klinische Medicin, 1884. VII Supplementheft, p. 155.

C.-H.-D. Spronck. *Over ischaemie van het ruggemerk.* Akademisch proefschrift. Amsterdam, 1886.

§ II.

Le défaut de presque toutes les expériences dont il vient d'être question, c'est qu'elles ont été pratiquées sur le lapin. Or, cet animal se prête fort mal à l'étude des fonctions de la moelle épinière. Luchsinger avait déjà insisté sur le fait.

J'ai repris ces recherches sur le chien et je suis arrivé à quelques résultats intéressants et nouveaux que je formulerai de la façon suivante :

1° Sous l'influence de l'anémie aiguë, due à l'occlusion de l'aorte, la sphère d'activité sensitive de la moelle lombaire du chien passe, comme la sphère motrice, par une période de vive excitation qui précède immédiatement la phase d'anesthésie et qui se traduit par des manifestations douloureuses ;

2° Les sphères motrice et sensitive de la moelle ne sont pas atteintes en même temps dans l'expérience de Sténon-Swammerdam. Il s'écoule un intervalle d'environ deux minutes entre le début de la paralysie motrice et la suppression de la sensibilité de la moelle ;

3° Si l'occlusion de l'aorte n'a duré que quelques minutes, la restitution de la sensibilité, complète au bout de peu de temps, se montre bien avant que les premiers signes de motilité reparaissent.

En réglant convenablement les périodes d'occlusion et d'ouverture de l'aorte, on pourrait arriver à supprimer les fonctions motrices de la moelle, tout en conservant presque intactes les fonctions sensibles. L'anémie de la moelle nous fournit donc un procédé curieux de dissociation physiologique des propriétés motrices et sensitives de ce centre nerveux.

Contribution à l'étude expérimentale des lésions de la moelle épinière déterminées par l'anémie passagère de cet organe. Archives de physiologie normale et pathologique, 1888, p. 1.

J. SINGER. *Ueber die Veränderungen des Rückenmarkes nach zeitweiser Verschliessung der Bauchaorta.* Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 3. Abth. XCVI, pp. 136-158, 2 Taf. et Prager medicinische Wochenschrift, 1887, XII, n° 45, p. 382.

§ III.

Voici comment j'opère :

Un grand chien non anesthésié (1) est maintenu sur le dos, dans la gouttière d'opération, par deux aides. On évite de lier les pattes, surtout les pattes de derrière, afin que l'animal ne présente aucun trouble de la sensibilité ni de la motilité au moment de l'occlusion de l'aorte.

La carotide droite est mise à nu à la région inférieure du cou. On lie le bout périphérique, on pratique au bout central du vaisseau une boutonnière par laquelle on glisse, dans la direction de la poitrine, un tube en laiton, long de 30 à 40 centimètres et de 3 millimètres de diamètre (ou mieux une sonde en gomme, nº 5) coiffé, à son extrémité obtuse, d'un petit doigt de gant en caoutchouc extensible. On pousse le tube en l'inclinant, de manière qu'il pénètre, non dans la direction du ventricule gauche, mais dans l'aorte thoracique descendante, où on l'arrête. On fixe à la carotide, au moyen d'un fil à ligature, l'extrémité du tube qui reste à l'extérieur. Cette extrémité est munie d'un robinet et porte un bout de tube de caoutchouc épais, permettant d'y raccorder la canule d'une petite seringue chargée d'eau.

On peut alors détacher complètement l'animal et le laisser libre de tous ses mouvements. Dans ces conditions, il suffit d'injecter dans le tube 10 à 15 c. c. d'eau et de refermer immédiatement le robinet pour gonfler le doigt de gant qui coiffe l'extrémité de la sonde aortique et la transformer en ampoule.

Cette ampoule produit l'occlusion complète de l'aorte thoracique : les pulsations disparaissent à l'instant dans les crurales (¹). Pour rétablir le cours du sang dans l'arrière-train, on ouvre le robinet ; l'eau s'écoule et l'ampoule aortique s'affaisse.

---

(1) Il n'est pas nécessaire d'anesthésier l'animal pour mettre la carotide à nu. Le premier coup de scalpel dans la peau du cou produit par inhibition une espèce d'anesthésie qui permet souvent de terminer l'opération sans que l'animal pousse le moindre gémissement.

Voir : Brown-Séquard. *Sur divers effets d'irritation de la partie antérieure du cou et en particulier la perte de sensibilité et la mort subite.* Comptes rendus, 1887, t. CIV, pp. 951-954. — *Sur une espèce d'anesthésie artificielle sans sommeil et avec conservation parfaite de l'intelligence, des mouvements volontaires, des sens et de la sensibilité tactile.* Comptes rendus, 1885, t. C, pp. 1366-1369.

Il est facile, au moyen de ce dispositif expérimental, d'observer, à la suite de l'oblitération de l'aorte, les quatre phases suivantes :

1° Période d'excitation motrice de la moelle ;
2° Période de paralysie motrice de la moelle ;
3° Période d'excitation sensible de la moelle ;
4° Période d'anesthésie de la moelle.

De même, après rétablissement de la circulation, on pourra distinguer successivement :

1° Le rétablissement de la sensibilité de la moelle ;
2° Le rétablissement de la motilité de la moelle (²).

Excitation motrice. — La période d'excitation motrice survient 15, 20 ou tout au plus 25 secondes après l'occlusion de l'aorte. Elle se traduit par un accès de contractions

---

(¹) Pawlow a employé au laboratoire de Ludwig un procédé analogue pour produire l'occlusion de l'aorte thoracique au moyen d'une ampoule et d'une sonde introduites par la sous-clavière gauche. Ch. Bohr s'est également servi d'une sonde introduite par la sous-clavière gauche.

Voir . Pawlow. *Einfluss des Vagus auf die linke Herzkammer.* Archiv für Physiologie, 1887, p. 452. — Christian Bohr. *Ueber die Respiration nach Injection von Pepton und Blutegelinfuss und über die Bedeutung einzelner Organe für die Gerinnbarkeit des Blutes.* Centralblatt für Physiologie, 1888, p. 261.

(²) Les résultats des expériences de Brown-Séquard et de Spronck sont ici en contradiction directe avec ceux des miennes. Voir : Brown-Séquard, C. R. Acad. 1851, t. XXXIII, p. 856.

« J'ai lié l'aorte immédiatement au-dessous de l'origine des rénales sur des lapins vigoureux. La sensibilité a été perdue en six, huit ou dix minutes dans le train postérieur ; deux minutes après, les mouvements volontaires ont cessé ; l'irritabilité a duré près d'une heure », etc

Spronck, Ak. Proefs., p. 24. « Wanneer de ligatuur den bloedstroom langs de aorta niet volkomen ophief, konden de dieren nog geruimen tijd eenige willekeurige bewegingen maken, de sensibiliteit was dan reeds vroeger totaal verloren gegaan, en wanneer ook al na de opheffing der ligatuur de motiliteit gedeeltelijk terugkeerde, bleven anæsthesie en analgesie meestal voorbestaan.

Het is dus als of de sensible gangliëncellen voor anæmie gevoeliger zijn dan de motorische. »

tétaniques, envahissant tous les muscles de l'arrière-train : la queue est raide ; les pattes, dans l'extension forcée, sont prises d'un tremblement convulsif. Si l'on a pratiqué l'occlusion de l'aorte alors que l'animal était libre de ses mouvements et se promenait à quatre pattes, on le voit s'arrêter et s'arcbouter pour ainsi dire sur ses pattes postérieures raidies et étendues en arrière. Cet accès tétanique ne dure guère qu'un quart de minute et fait bientôt place au relâchement musculaire de l'arrière-train. La période d'excitation motrice ne se montre pas chez le lapin. Elle peut, d'ailleurs, manquer également chez le chien.

Paralysie motrice. — La paralysie motrice est complète moins d'une minute (au bout de 30 à 40 secondes environ) après la suppression de la circulation dans la moelle lombaire. Elle atteint les muscles des pattes et de la queue. L'anus est largement ouvert et laisse échapper à l'extérieur le contenu de l'intestin. Dans plusieurs cas, j'ai noté également un suintement continu d'urine, s'écoulant goutte à goutte.

L'arrière-train du chien s'affaisse brusquement et l'animal, traînant derrière lui ses membres postérieurs inertes, présente une allure rappelant celle du phoque. Parfois, il cherche à s'asseoir sur son train postérieur paralysé. Le tronc se penche alors trop fortement en arrière et le chien tombe fréquemment à la renverse. C'est en prévision de ces chutes qu'il est bon, lorsqu'on ne fixe pas l'animal sur la table d'opération, de faire usage comme obturateur d'une sonde en gomme flexible au lieu du tube en métal. L'emploi du tube rigide expose à une perforation de l'aorte et à la mort foudroyante par hémorrhagie interne.

A ce moment, la sensibilité de l'arrière-train est encore intacte. L'animal crie si on lui marche sur la queue ou sur une patte de derrière, mais ne retire pas le membre paralysé. L'excitation électrique du nerf sciatique provoque des cris et des gémissements, outre des mouvements locaux dans la patte innervée par le nerf. La portion motrice de la moelle lombaire est donc seule atteinte jusqu'à présent.

Excitation sensitive. — La période d'excitation de la portion sensible de la moelle lombaire débute une minute et demie, deux minutes ou même deux minutes et demie après l'occlusion de l'aorte. La respiration devient plus profonde et plus fréquente, les expirations s'accompagnent de gémissements qui bientôt se transforment en hurlements. La pression artérielle subit en même temps une hausse considérable. Cette excitation douloureuse de la moelle m'a paru plus accentuée chez les animaux attachés sur le dos dans la gouttière d'opération que chez ceux que je laissais se promener librement. A la période d'excitation douloureuse de la moelle, succède l'anesthésie complète de l'arrière-train.

Anesthésie. — Si l'on examine de temps en temps, au moyen du courant électrique, l'excitabilité du nerf sciatique, on constate que l'anesthésie ne se montre généralement que trois minutes au moins (parfois trois minutes et demie) après l'occlusion de l'aorte. A partir de ce moment, les fonctions sensibles et motrices de la moelle sont suspendues.

Les organes périphériques, nerfs et muscles, conservent leur irritabilité beaucoup plus longtemps. L'excitation électrique du sciatique provoque des mouvements dans les muscles de la patte correspondante pendant plus d'une demi-heure après occlusion de l'aorte. Au bout de trois quarts d'heure, les plaques terminales paraissent atteintes à leur tour : les muscles ne se contractent plus par l'intermédiaire du sciatique, mais leur excitabilité directe persiste encore pendant longtemps.

Retour de la sensibilité. — Il suffit d'ouvrir le robinet de la sonde pour laisser écouler à l'extérieur l'eau dont elle était chargée. Les pulsations reparaissent immédiatement dans les crurales. Si la suspension de la circulation n'a pas duré plus de cinq à dix minutes, on verra la sensibilité (essai de l'excitation électrique du sciatique, compression de la queue ou de la patte) reparaître au bout de quelques minutes.

Retour de la motilité. — La motilité reparaît longtemps (un grand nombre de minutes) après le retour de la sensibilité.

Les mouvements volontaires se rétablissent peu à peu et présentent pendant assez longtemps un certain degré d'incertitude. L'animal marche souvent en s'appuyant, des pattes de derrière ou d'une des pattes, sur le dos du pied replié et non sur la plante.

Je n'ai pas observé chez le chien, lors du retour de la motilité et de la sensibilité, les phénomènes d'excitation signalés par Ehrlich et Brieger chez le lapin.

Je me réserve de publier ultérieurement mes recherches sur la pression sanguine, le rythme respiratoire, la distribution du sang et la coagulabilité de ce liquide au cours de l'expérience de Sténon-Swammerdam.

Recherches sur le rythme respiratoire,

PAR

MM. BIENFAIT ET HOGGE,

Étudiants en médecine, à Liége.

Les muscles respiratoires reçoivent, comme on le sait, leurs impulsions motrices de centres nerveux situés dans la moelle allongée (nœud vital de Flourens, centres respiratoires).

Rosenthal et Pflüger admettent que le degré d'activité de ces centres et l'énergie de la ventilation pulmonaire, qui en est la conséquence, sont réglés, à chaque instant, par les besoins respiratoires de l'organisme, et que c'est la qualité du sang (teneur en oxygène et en acide carbonique) qui sert ici de régulateur : excitation exagérée des centres respiratoires et *dyspnée*, quand il y a pénurie d'oxygène ou excès de CO^2 dans le sang qui baigne la moelle allongée; ralentissement, ou arrêt momentané de la respiration (*apnée*), quand il y a excès d'oxygène ou déficit de CO^2 dans le sang de la circulation céphalique; enfin, respiration ordinaire ou *eupnée*, quand il y a une proportion moyenne de CO^2 et d'O dans le sang artériel de la tête.

C'est donc la composition du sang circulant dans la tête qui sert de régulateur aux mouvements respiratoires.

Cette théorie, acceptée presque sans discussion par la plupart des physiologistes au moment de son apparition, a été depuis quelques années l'objet de critiques nombreuses.

L'explication de l'apnée, telle que l'avaient formulée Rosenthal et Pflüger, a été remise en question par P. Hering, Ewald, Filehne, Knoll, Brown-Séquard, Hoppe-Seyler, Marckwald, etc. Cette explication de l'apnée compte peut-être aujourd'hui plus d'adversaires que de partisans. Les autres points de la théorie de la respiration formulée par Rosenthal ont également été soumis à des attaques, plus ou moins directes, de la part de Hoppe-Seyler, Mosso, Markwald, etc.

Hoppe-Seyler (1), après avoir exposé les grandes lignes de la théorie de Rosenthal et de Pflüger sur l'innervation respiratoire et en avoir critiqué quelques points, conclut de la façon suivante :

---

(1) HOPPE-SEYLER. *Ueber die Ursache der Athembewegungen.* (*Zeitschrift für physiolog. Chemie*, Bd. p. 105.) « Solche Hypothesen in's Unbestimmte sind meiner Ansicht nach nicht allein nutzlos, sondern nachtheilig, weil sie so häufig in das Gewand ermittelter Thatsachen gekleidet werden, ohne dass der Autor selbst, wie das auch hier der Fall ist, irgend daran die Schuld trägt.

« Die nächsten Angriffspunkte zur Untersuchung der Ursachen der Athembewegungen liegen wohl nicht auf dem Gebiete der chemischen Physiologie. Da die physikalische Untersuchung über die Vorgänge in den Nervencentren, so viel mir bekannt, noch gar nichts ermittelt hat, ist der Begriff dieser Centren nur ein anatomischer. Der einzige Vergleich, den ich mir hinsichtlich der Funktion als Laie zu machen weiss, würde die Enge des verlängerten Markes betrachten als den Ort, wo der grösste Theil der Nerven des körpers hindurchgehen und ihre Erregung als Summe den Athemnerven inducirten, wie die elektrische Stromschwankung in einem Draht eine solche im benachbarten. Ob das Bild glücklich ist oder nicht, ist am Ende gleichgültig, jedenfalls ist es Thatsache, dasse die Athemnerven von den Erregungen der verschiedensten sensiblen Nerven in Mitleidenschaft gezogen werden und zwar vom Beginn des extrauterinen Lebens. Der erste Athemzug is wohl unzweifelhaft die Folge der Reizung der sensiblen Nerven durch den jetzt beginnenden Wärmeverlust von der Haut. Bleibt er aus, so wendet sich der Geburtshelfer nicht an das Athemcentrum, sondern er reizt die Haut, sowie auch für die Erregung der Inspiration bei Erwachsenen in der Ohnmacht das Besprengen mit kaltem Wasser die kräftigste Wirkung zeigt. »

Hoppe-Seyler développe la même idée dans son traité de chimie physiologique (*) :

« Da nun überhaupt die *Hypothese der chemischen Reizung der Medulla oblongata als Ursache der Athembewegungen nur als Nothbehelf entstanden ist*, und Gründe zu seiner Aufrechthaltung nicht vorliegen, ja sogar die ganze Hypothese eine klare Gestalt noch gar nicht gewonnen hat, so fragt sich nur noch welche anderen Möglichkeiten der Erklärung bleiben. »

Et plus loin :

« ....., nur die Unhaltbarkeit der Verschiebung der Athemreize auf chemisches Gebiet musste nachgewiesen und ein Boden gewonnen werden für das Verständniss der Einwirkung der verschiedenen Nervenbahnen auf der Gang der Respiration und der mit ihm veränderten Ausscheidung von CO_2 und Aufnahme von Sauerstoff. »

(*) HOPPE-SEYLER. *Physiologische Chemie*, 1879, p. 544.

Les mouvements respiratoires ne sont pas dus à une action locale du sang sur les centres respiratoires; mais ils sont en corrélation directe avec l'excitation des nerfs sensibles; c'est ainsi que le premier mouvement respiratoire de l'enfant est dû à l'action du froid sur les nerfs cutanés, et que l'on ranime les personnes en syncope en les aspergeant d'eau froide. Aucun motif n'existant pour soutenir l'hypothèse chimique, on doit l'abandonner et rechercher une autre explication.

Mosso (1) n'est pas moins affirmatif :

" Jusqu'à présent, dit-il, on pensait que l'activité plus grande ou plus faible du centre respiratoire représentait le plus ou moins grand besoin de pourvoir, par la ventilation pulmonaire, aux besoins chimiques de l'organisme; je ne crois pas m'éloigner du vrai en soutenant que les mouvements respiratoires se modifient d'une manière correspondant à l'état de sommeil ou de veille, et à la plus ou moins grande activité du système nerveux.

Pour exagérer mon principe et le rendre plus facilement compréhensible, je dirai que, jusqu'à un certain point, on peut considérer comme deux phénomènes distincts la respiration chimique et la partie mécanique de la respiration.

La partie mécanique, bien qu'elle ne soit pas complètement autonome, jouit pourtant d'une telle indépendance qu'elle représente mieux la vitalité des centres nerveux dont elle dépend que les besoins chimiques de l'organisme..... „

Enfin, Marckwald (2) nie directement que l'excitation nor-

---

(1) A. Mosso. *La respiration périodique et la respiration superflue ou de luxe.* (*Arch. italiennes de Biologie,* t. VII, 1, pp. 48-128, pl. I-VIII, 1886.)

(2) Marckwald. *Die Athembewegungen und deren Innervation beim Kaninchen* (*Zeitschrift für Biologie,* t. XXIII, pp. 1-135, pl. I, 1886.) « 17. Die normale Erregung des Athemcentrums ist nicht vom Blutreize abhängig : weder von dem Sauerstoffmangel, noch von dem Kohlensäureüberschuss des Blutes. Thiere können auch ohne Circulation und nach Verblutung noch längere Zeit fortathmen.

« 20. Auch die Apnoe hat nichts mit dem Gasgehalte des Blutes zu thun, sondern beruht wahrscheinlich auf Wegschaffung der im Centrum aufgespeicherten Reize male des centres respiratoires dépende de la teneur du sang en O et en CO^2 (page 120, conclusions nos 17 et 20).

D'après lui, le rythme respiratoire ne dépend pas de la composition du sang, la respiration persistant après arrêt de la circulation et après une saignée ayant privé le corps de tout le sang. L'apnée serait due simplement à la cessation des excitations du pneumogastrique.

Comme on le voit, les physiologistes sont loin d'être d'accord sur la régulation de l'innervation respiratoire; la question demande de nouvelles recherches. Les expériences de circulation céphalique croisée et de circulation céphalique artificielle, que nous avons instituées, nous paraissent de nature à contribuer à la solution du problème. Nous avons cherché à modifier la qualité du sang qui circule dans la tête, en dehors de toute action sur le cœur et les poumons.

CIRCULATION CÉPHALIQUE CROISÉE. — Les expériences de circulation céphalique croisée ont été exécutées, d'après le procédé décrit dans les termes suivants par M. Léon Fredericq, dans les *Bulletins de l'Académie des sciences de Belgique* (1).

“ Je prends deux chiens ou deux très grands lapins A et B, convenablement anesthésiés. Sur tous deux, je lie les vertébrales et je prépare les carotides. Sur tous deux, l'une des carotides, celle de droite, par exemple, est coupée en travers; puis je relie le bout central, cardiaque de la carotide droite du lapin A avec le bout périphérique ou céphalique de la carotide droite du lapin B, au moyen d'un court tube de verre, effilé en canule à ses deux extrémités, et rempli au préalable de la solution physiologique (NaCl à 0.6 %). Un second tube établit pareillement la communication entre le bout central de la carotide de B et le bout périphérique de la carotide de A. La carotide gauche est ensuite liée chez les deux lapins. „

“ Dans ces conditions, la tête du lapin A ne reçoit que du

---

durch die tonisirten Vagi. Daher nach Durchtrennung der Vagi die Apnoe so schwer und auf kurze Zeit herzustellen. »

(1) 3e sér., t. XIII, p. 417.

sang venant du corps de B, et la tête du lapin B ne reçoit plus que du sang venant de A. Il y a chez les deux animaux échange de sang carotidien, ou circulation céphalique croisée, par les canules placées dans les deux carotides droites. „

“ Les animaux supportent parfaitement bien cette opération et ne présentent aucun trouble des mouvements respiratoires, ni des battements du cœur. L'expérience pourra être prolongée d'autant plus longtemps que les canules de verre qui relient les artères seront plus larges et plus courtes, ce qui retarde la coagulation du sang dans leur intérieur. Il arrivera, cependant, un moment où cet accident se produira fatalement, entraînant comme conséquence l'arrêt de la circulation commune et l'obstruction du dernier gros vaisseau nourricier de la tête. „

“ Les lapins ne survivent généralement pas à cette oblitération et meurent en présentant les symtômes de l'anémie aiguë du cerveau, c'est-à-dire des phénomènes de dyspnée et de convulsions, décrits pour la première fois par Kussmaul et Tenner. Chez les chiens, au contraire, il y a de larges anastomoses entre les vaisseaux encéphaliques et les vaisseaux spinaux. Aussi l'oblitération simultanée des vertébrales et des carotides n'arrête pas la circulation encéphalique et ne présente pas les mêmes dangers que chez le lapin. Le fait a été signalé depuis longtemps. „

“ Mais reprenons nos animaux au début de l'expérience, c'est-à-dire alors que la circulation commune fonctionne normalement, sans formation de caillots dans les canules. A ce moment, les deux lapins à circulation céphalique croisée permettent de réaliser une expérience que nous considérons comme très importante au point de vue de la théorie de la respiration. „

“ Si l'on cherche à produire la dyspnée chez le lapin A par l'un des moyens usuels (oblitération complète ou partielle de la trachée, respiration d'un mélange gazeux pauvre en oxygène ou riche en CO^2), c'est B, l'autre lapin, celui dont la tête reçoit le sang de A, qui présentera les symptômes de la dyspnée (mouvements respiratoires exagérés, profonds; expirations actives pouvant dégénérer en convulsions, etc.); tandis que A pourra, tout au moins au début, présenter plutôt une tendance à l'apnée, c'est-à-dire une diminution dans l'amplitude des mouvements respiratoires. „

Nous avons répété ces expériences avec des résultats analogues sur un certain nombre de chiens et de lapins ; aussi la première partie de notre communication a-t-elle uniquement pour but de confirmer les expériences de M. Léon Fredericq.

Circulation céphalique artificielle. — Nous avons fait ces expériences sur des chiens de grande taille ; ils étaient endormis par une injection de 40 centigrammes de morphine ; de plus, ils étaient anesthésiés pendant l'opération, par le chloroforme.

Notre but était de remplacer la circulation céphalique normale par une circulation artificielle, afin de pouvoir modifier à volonté la composition du sang circulant dans la tête et, par conséquent, nourrissant la moelle allongée.

L'animal était attaché sur le dos dans la gouttière d'opération ; nous faisions une incision longitudinale médiane au cou, nous ligaturions les quatre artères : les deux carotides et les deux vertébrales ; le sang était introduit au moyen d'une canule de verre en Y dont la branche droite était liée dans une des carotides ; les deux branches libres de la canule étaient rattachées à des tubes en caoutchouc, pouvant amener, l'un, le sang veineux, l'autre, le sang artériel ; l'excès de sang injecté s'écoulait par un tube de verre ouvert fixé dans le bout céphalique d'une veine jugulaire externe.

La pression était obtenue en plaçant les flacons contenant le sang à la hauteur voulue (2 mètres, 2,50) ; ils étaient en rapport, au moyen de longs tubes en caoutchouc, avec deux serpentins, et par leur intermédiaire avec les branches libres de la canule.

Le degré de température était donné par les deux serpentins de même longueur, placés dans le même bain-marie (39° c.). De plus, afin que le sang pût arriver à la température de 38-39°, sans avoir été chauffé au-dessus de 40°, ce qui l'aurait altéré, les deux flacons étaient placés côte à côte dans de l'eau maintenue à 35-37°. Deux thermomètres, placés sur le trajet du sang, à l'entrée de la canule, permettaient d'en connaître la température.

Le courant de sang était rendu alternatif d'une manière fort simple : il suffisait d'enlever une pince de Péan fermant l'un des tubes, et de la fixer sur l'autre.

La respiration était inscrite (grand appareil enregistreur de Hering) soit au moyen d'une sonde fixée à demeure dans l'œsophage de l'animal et reliée à un tambour à levier, soit au moyen des variations de pression éprouvées par l'air d'une bonbonne de cinquante litres dans laquelle respirait l'animal (par l'intermédiaire d'une canule trachéale) et reliée aussi à un tambour à levier.

Enfin quelques mots sur le sang employé. Il provenait d'animaux de boucherie (veau, bœuf) tués le jour même ; il était défibriné et filtré à travers un linge. Ensuite, une partie était soumise à l'action d'un courant d'air destiné à entraîner, autant que possible, l'acide carbonique, et à charger le sang d'oxygène. L'autre partie était traitée par un courant de CO^2 (lavé dans des flacons à carbonate de sodium). Les deux espèces de sang étaient en tous points comparables : pression, température, densité ; la composition gazeuse seule variait.

Lorsque l'on faisait arriver le sang veineux immédiatement après le sang oxygéné, les mouvements respiratoires, qui étaient faibles et espacés, s'accentuaient presque aussitôt, et cela très brusquement ; en fort peu de secondes, l'animal était pris de convulsions.

Si l'on changeait de nouveau le genre de courant, l'action de l'oxygène était plus lente à se caractériser ; en effet, le sang oxygéné devait pousser devant lui le sang veineux qui le précédait ; de plus, les centres nerveux imprégnés de CO^2 n'étaient pas tout de suite influencés ; mais bientôt, l'animal s'apaisait, les mouvements respiratoires devenaient de moins en moins profonds, et en même temps de plus en plus espacés, jusqu'à montrer une tendance manifeste à l'apnée. Chez certains chiens, c'était surtout le nombre des mouvements qui diminuait ; chez d'autres, c'était plutôt leur amplitude.

Quand la respiration était périodique, les périodes et les espaces inter-périodiques variaient simplement de longueur.

Le tracé suivant (fig. 1) a été pris au moyen d'une bonbonne en relation avec un tambour à levier. La première série de courbes montre la respiration sous l'influence du sang oxygéné. Au premier trait vertical, on arrête le courant de sang oxygéné et l'on fait arriver le courant de sang veineux ; immédiatement le chien est pris de dyspnée ; au deuxième trait, on rétablit le courant de sang artériel, les mouvements perdent en amplitude et s'espacent de plus en plus. Le changement de courant est répété quatre fois. La ligne supérieure indique les secondes.

Le tracé, fig. 2, a été obtenu par le même procédé que le premier.

Le tracé, fig. 3, a été obtenu par la sonde œsophagienne, de même que celui de la fig. 4.

Le tracé, fig. 3, indique d'abord une respiration ralentie par le passage du sang oxygéné ; au premier trait, on fait arriver du sang veineux : accélération des mouvements respiratoires ; au second, on rétablit le courant de sang oxygéné.

Fig. 4. Ce graphique montre une forte tendance à l'apnée.

Il nous a paru intéressant de contrôler l'action du sang, privé, autant que possible, de tous ses gaz, c'est-à-dire ne contenant plus d'O ni de CO^2, ou du moins en contenant très peu.

Nous avons préparé le sang de l'une des deux façons suivantes : 1° en le faisant traverser par un fort courant d'hydrogène, lavé au préalable par une solution de soude caustique, et 2° en le portant à 39° et en le soumettant à la dépression donnée par la trompe à eau de Muencke (faisant descendre la pression de 760 à 20^{mm} Hg.). Il restait en relation avec la trompe jusqu'à ce qu'il ne se dégageât plus de bulles ; ensuite il était recouvert d'une légère couche d'huile, afin de le préserver du contact de l'air.

Les graphiques que nous avons obtenus peuvent se ranger en deux catégories : les uns montrent une indifférence complète au changement de courant ; les autres, une faible augmentation des mouvements respiratoires, lorsque le sang privé de gaz baigne les centres.

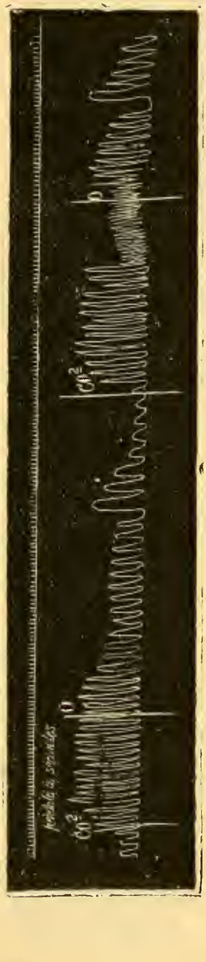


FIG. 1. Circulation céphalique artificielle. La lettre O indique le passage du sang artérialisé ; CO^2, celui du sang veineux.

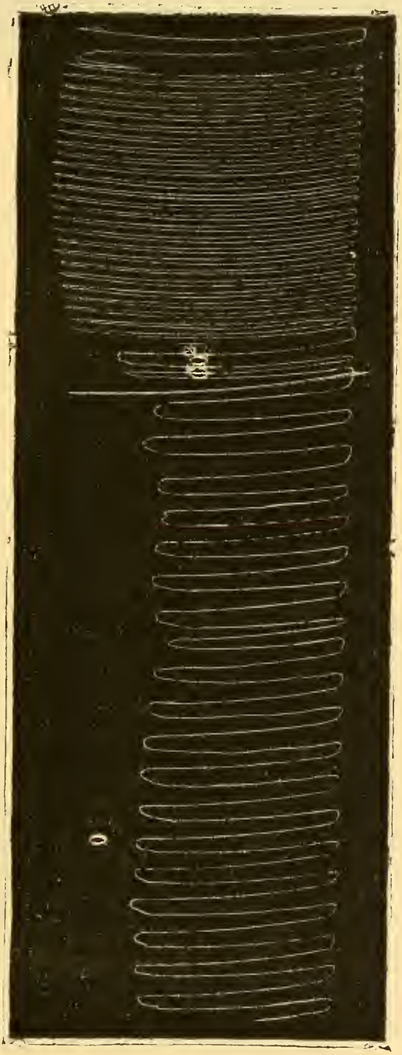


FIG. 2. Même explication qu'à la fig. 1.

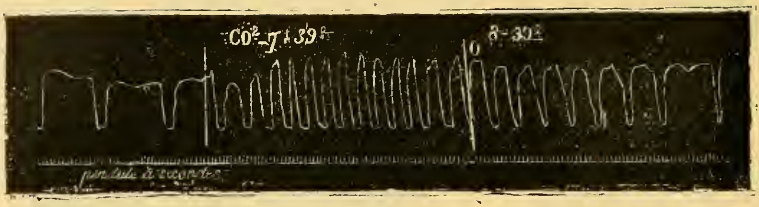


Fig. 3. Circulation céphalique artificielle. Les lettres O et CO^2 indiquent les passages alternatifs de sang veineux et de sang oxygéné.

En somme, la quantité d'oxygène semble ne pas avoir d'influence bien marquée: toutefois les résultats ne sont pas suffisamment constants pour pouvoir tirer une conclusion; aussi, nous nous proposons de reprendre les expériences de cette partie de notre travail.

Nos dernières expériences ont été faites au moyen de notre appareil modifié. Avec l'appareil primitif, il fallait la plus grande attention, si l'on voulait conserver une température constante : on devait à tout moment vérifier la température des bocaux, à 2m50 au-dessus de la table, et celle du serpentin; de plus, l'appareil était fort encombrant.

Nous avons supprimé le serpentin en descendant les récipients contenant le sang, au niveau de l'animal et en les chauffant en cet endroit. La pression obtenue par une colonne de sang, nous est donnée maintenant par une colonne d'eau.

Voici d'ailleurs une description succincte de l'appareil :

A 2m50 au-dessus du sol se trouve un réservoir d'eau ; cette eau est conduite par un tube au fond d'une bonbonne pleine d'air, hermétiquement fermée et communiquant par des tubes en caoutchouc avec deux flacons pleins de sang. Des tubes en verre partent du fond de ces flacons et, sortant par les bouchons, conduisent le sang dans les carotides de l'animal (le sang veineux dans une carotide, le sang artériel dans l'autre). La pression se transmet à l'air de la bonbonne, puis à la surface du sang.

Les flacons sont chauffés au bain-marie à 39° ; le sang n'a pas e temps de se refroidir dans son trajet de l'appareil à l'animal.

Conclusion. — De ce qui précède, on peut conclure que les centres respiratoires sont très sensibles aux variations dans la teneur en CO^2 du sang.

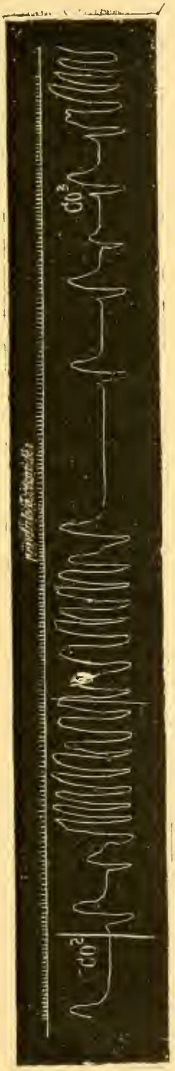


Fig. 4. Circulation céphalique artificielle.

Quant aux variations dans la teneur en O, nous ne pouvons encore rien affirmer.

La recherche des artères vertébrales chez le chien et le lapin étant assez laborieuse, nous croyons utile d'indiquer la marche à suivre la plus simple pour les trouver.

Recherche des artères vertébrales chez le chien. — Lier fortement l'animal sur le dos, dans la gouttière d'opération, les pattes de devant étendues, appliquées contre les côtés du thorax; pousser un essuie-main, roulé en boule, entre le chien et la gouttière au niveau des omoplates, de façon à faire bomber fortement le haut du thorax; l'artère est alors aisément accessible.

Pour aller à sa recherche, on fait une incision au cou sur la ligne médiane à partir de la fourchette du sternum; on met à nu le sterno-mastoïdien et la veine jugulaire externe. Ensuite on introduit le doigt dans l'espace compris entre le bord externe de ce muscle, le bord supérieur du grand pectoral et la veine jugulaire.

On se guide sur la trachée jusqu'au niveau de la première côte dont on sent très bien le bord interne.

On trouve l'artère parallèlement à la colonne vertébrale, croisant la première côte dans l'intervalle compris entre celle-ci et l'apophyse transversale de la septième vertèbre cervicale (reconnaissable à son tubercule saillant).

Quand on sent battre l'artère sous le doigt, celui-ci est un peu fléchi, il est séparé du poumon par du tissu conjonctif (on est donc exposé à perforer les plèvres).

Enfin, la carotide se trouve sur un plan plus antérieur et plus rapproché de la ligne médiane.

Procédé de ligature de l'artère vertébrale chez le lapin. — On fixe l'animal sur le dos, on lui fait une incision médiane à la région du cou, on met ensuite à nu le sterno-mastoïdien, et on repousse sur le côté la trachée et l'œsophage. On voit alors apparaître entre ces organes et le bord interne du sterno-mastoïdien, la face antérieure de la colonne vertébrale; les muscles s'insérant à droite et à gauche de la ligne médiane font une saillie peu prononcée, de sorte que cette ligne se trouve marquée par le fond d'une gouttière assez large. Elle est d'ailleurs reconnaissable à sa coloration blanc bleuâtre, due aux insertions musculaires.

On poursuit la ligne médiane jusqu'à l'entrée du thorax derrière la première côte; à cet endroit, la colonne s'infléchit brusquement en arrière et la gouttière est coupée à droite et à gauche par un sillon se dirigeant en bas et en dehors; dans ce sillon se trouve l'entrée du canal vertébral, l'artère est assez mobile et se dirige d'arrière en avant, environ à un centimètre de la ligne médiane; elle pénètre ensuite dans ce canal.

La mort par le refroidissement.

Contribution à l'étude de la respiration et de la circulation

PAR

George ANSIAUX,

Étudiant en médecine, à Liége.

BIBLIOGRAPHIE.

AFANASIEW. 1° *Ueber Erkältung.* Centralblatt f. med. Wiss., 1877, p. 628; 2° *Untersuchungen über den Einfluss d. Wärme und d. Kälte auf die Reizbarkeit d. motorischen Froschnerven.* Archiv f. Anat. und Physiologie, 1865, p. 691.

ARISTOW. *Einfluss plötzlicher Temperaturwechsels auf d. Herz und Wirkung d. Temperatur überhaupt auf die Einstellung d. Herz-Contractionen.* Archiv f. Anat. und Physiologie, 1879.

BECK. *Ueber den Einfluss der Kälte.* Deutsche Klinik, 1868, n^os 6-8. Analyse dans *Schmidt's Jahrbücher.* 1868, t. 140, pp. 95-98.

BÉCLARD. *Traité de physiologie,* t. I, p. 525.

BECQUEREL. *Traité élémentaire d'hygiène,* p. 167 (accompagné d'une notice bibliographique).

BENCE JONES et DICKINSON. *Recherches sur l'effet produit sur la circulation par l'application prolongée de l'eau froide à la surface du corps de l'homme.* Journ. de physiol. de Brown-Séquard, t. I, 1858, pp. 72-89.

BERNARD (CLAUDE). 1° *La chaleur animale;* 2° *Les liquides de l'organisme;* 3° *Revue des cours scientifiques,* 1871, p. 1066; 4° *Du refroidissement* (d'après Rosenthal); *ibid.*, déc. 1873, n° 26; 5° *Leçons de physiol. expérim. Cours du sem. d'hiver*, 1854-1855, p. 184.

BERT (PAUL). 1° *Quelques phénomènes du refroidissement rapide.* C. R. Société de biologie, 1883, p. 99; 2° *Communication* à la Société de biologie, séance du 20 mai 1876.

BERTULUS. *De l'influence du froid sur l'organisme.* Montpellier, 1859.

BILLROTH. *Handbuch d. allgemeinen u. speciellen Chirurgie,* 1 Bd., 2te Abth., p. 23 (avec une courte notice bibliographique).

BLOSSFELD. *Henke's Zeitschrift,* 1870, p. 147, Bd. CX.

BOLL. *Ueber d. Einfluss d. Temperatur auf den Leitungswiderstand und die Polarisation thierischer Theile.* Dissertation. Könisberg, 1887. Analyse dans *Jahresber. üb. die Fortschritte d. Anat. u. Physiologie,* IIe Abth., 1888, p. 15 et 16.

BOURBEAU. *Effets du froid sur l'économie animale.* Thèse. Paris, 1851.

BOWDITCH. *Ueb. d. Eigenthümlichkeiten d. Reizbarkeit welche die Muskelfasern d. Herzens zeigen.* Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig, 1872.

BROWN-SÉQUARD et THOLOZAN. *Recherches sur quelques-uns des effets du froid sur l'homme.* Journ. de physiol. de Brown-Séquard, t. I, pp. 497 à 502.

BRASSE (LÉON). *Influence de la température sur la valeur de la tension de dissociation de l'oxyhémoglobine.* C. R. Soc. de Biologie, 28 juillet 1888.

CALLIBURCÈS. *Influence du calorique sur les mouvements péristaltiques du tube digestif.* C. R. Académie des sciences, t. XLV, p. 1095, 1857.

CATIANO. *Ueber Erfrierungen.* Archiv f. klin. Chirurgie, Bd. XXVIII. Analyse dans *Jahresbericht ü. d. Fortschritte d. gesam. Medicin.,* 1882, t. II, p. 267.

COLIN (D'ALFORT). 1° Différentes communications, pp. 64, 93, 296. *Bulletin de l'Académie de médecine,* 1886, 2e sér., t. X; 2° *Physiologie comparée des animaux,* t. II, pp. 1077-1095.

COUTY et GUIMARAES. *Influence du froid prolongé.* C. R. Société de biologie, 1883, p. 480.

CRECCHIO (DE). *Della morte pel freddo.* Morgagni, 1866. Analyses dans *Annales d'hygiène,* 2e série, t. XXIX, p. 436, 1868, et dans *Schmidt's Jahrbücher,* 1868, t. 139, pp. 72 et suivantes.

CYON. *Ueber d. Einfluss d. Temperaturveränderung auf Zahl, Dauer u. Stärke d. Herzschläge.* Bericht d. könig. Sächsisch. Gesellschaft d. Wissenschaften, 1866.

DOYÈRE. *Mémoire sur la respiration et la chaleur animale dans le choléra.* Paris, 1863. Mém. couronné par l'Acad. des sciences.

Eulenburg. *Real-Encyclopädie.* Article *Erfrierung* (forensisch).

Edwards (Milne). *Notes sur quelques recherches relatives à l'influence du froid sur la mortalité des animaux nouveau-nés.* Académie des sciences, 4 janvier 1869.

Edwards (William). *Influence des agents physiques sur la vie,* pp. 243 et suivantes.

Falk (J.). *Ueber eine Eigenthümlichkeit d. Hautnerven zur Athmung.* Archiv f. Anat. u. Physiologie, 1869, p. 236.

Falk. *Ueber den Einfluss niederer Temperaturen auf d. Blutfarbe.* Vierteljahrschrift f. gerichtl. Medizin, XLVII, p. 76. — Voir aussi *Jahresb. ü. d. Fortschritte d. gesammt. Mediz.*, 1887, p. 516.

Fick. *Ueber Erkältung* (Habilitationsrede). Zürich, 1887.

Forster. *Text-book of physiology.*

François Frank. *Notes sur quelques résultats de réfrigération.* C. R. Soc. de biologie, 1883, pp. 108 et suivantes.

Fredericq (Léon). 1° *Bulletin de l'Acad. des sciences de Belgique,* 1879; 2° *Archives de Biologie,* 1882; 3° *Exp. sur l'innervat. resp. Excitat. du pneumogastrique chez les animaux à bulbe refroidi.* Archiv für Physiologie supplem. Bd., 1883, p. 59; 4° *Bulletin de l'Acad. de médecine de Belgique,* 1886.

Gavarret. *Physique médicale. De la chaleur produite par les êtres vivants,* 1855.

Gendre. *Ueber d. Einfluss d. Temperatur auf einige thierisch. electrische Erscheinungen.* Pflüger's Archiv, XXXIV.

Guimaraes. (Voir Couty.)

Hering et Breuer. *Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, LVII, 1868.

Hermann. *Handbuch d. Physiologie,* Bd. IV, Th. II, p. 333.

Himmelstern und Samson. *Rigaïsche Beiträge z. prakt. Heilk.,* 1862, Bd. V, p. 40.

Höche. *Der Tod durch Erfrieren u. seine Erkenntnisse. Vierteljahrschr. für gericht. u. Öffentl. Med.* Neue Folge, t. IX, p. 44, 1868.

Hopfe. *Ueber den Einfluss des Wärmeverlustes auf Eigentemperatur warmblütiger Thiere.* Archiv f. Pathol. Anatomie, t. XI, 1857, p. 453.

Hoppe-Seyler. *Physiol. Chemie,* p. 17.

Horvath. 1° *Beiträge zur Wärmeinanition.* Wiener med. Wochenschrift, 1870, n° 32. Allgemeine wiener Ztg., n^os^ 38-41, 1870. Wochenblatt d. Gesellsch. d. Wien. Aertze, 1870, n° 26. Analyse dans *Jahresb. d. gesammt. Mediz.,* 1870; 2° *Zur Abkühlung d. warmblütigen Thiere.* Centralblatt f. medic. Wissensch., 1871; 3° *Ueber d. Verhalten* *d. Frösche gegen d. Kälte* (vorläuf. Mitth.). ibid., 1873, nº 3, p. 33; 4º *Zur Physiologie d. Darmbewegungen,* ibid., nº 42, p. 660; 5º *Zur Abkühlung d. Warmblüter.* Pflüger's Archiv, 1875, p. 278, Bd. XII.

Index catalogue of the library of the surgeon general's office U. S. army, art. *Cold.*

ISRAËL. *Ueber künstliche Poikilothermie.* Archiv f. Anat. u. Physiologie, pp. 444-454, 1877.

KRAJEWSKI. *Des effets d'un grand froid sur l'économie animale.* Gazette des hôpitaux, 1860, p. 559.

LACASSAGNE. *Précis d'hygiène.* Paris, 1876, pp. 47-63.

LAIR. Thèse. Paris, 1855.

LARREY. *Mémoires de chirurgie militaire,* t. IV, 1817, pp. 91-123.

LAUDER-BRUNTON. *Influence of temperature on the pulsations of the Mammalian Heart and on the action of the vagus.* Bartholomew's Hospital Reports, vol. VII.

LAVERAN. Article *Froid* (physiologie et pathologie), dans *Dictionn. des sc. méd. de Dechambre.*

LUCIANI. *Eine periodische Function d. isolirten Herzschlages.* Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig, 1873.

LUDWIG u. LUCHSINGER. *Zur Physiologie d. Herzens.* Pflüger's Archiv, XXV, pp. 211-250.

MAGENDIE. 1º *Influence du refroidissement sur les animaux.* Union médicale, 1850, p. 188; 2º *Leçons sur les phénomènes physiques de la vie,* 1842, t. III, p. 193-204.

MAREY. 1º Thèse. Paris, 1859, p. 86; 2º *Journal de physiologie de Brown-Séquard,* 1860, t. III, pp. 256 et 272.

MARTIN (H. NEWELL). *The direct influence of gradual variations of temperature upon the rate of the beat of the dog's heart.* Philosophical Transactions, CLXXIV, pp. 663-688; Transactions of the med. and chirurgical Faculty of Maryland, 1882.

MATHIEU et URBAIN. *Archives de physiologie normale et pathologique,* 1872, t. IV.

MOSSO. *Archives italiennes de Biologie,* t. VII. 1886, p. 77 et suiv.

NASSAROF. *Einige Versuche über künstliche Abkühlung u. Erwärmung warmblütiger Thiere,* Virchow's Archiv, t. XC, 1882, pp. 482-499.

OGSTON. 1º *On the morbid appearance in death by cold.* British and foreign medic. chirurgic. review, vol. XXXII u. XLII, 1855 u. 1861. *Referat* dans *Archives de physiologie,* 1862, t. V, p. 633.

PAULIER. *Manuel d'hygiène,* 1879, p. 11.

PFLÜGER und COLASANTI. *Ueber d. Einfluss d. umgebenden Temperatur auf d. Stoffwechsel d. Warmblüter,* Pflüger's Archiv, XIV, p. 92.

PFLÜGER. *Centralblatt f. med. Wissensch.,* 1877, p. 259.

PICKFORD. *Untersuchungen über die Wirkung d. Wärme und Kälte.* Zeitschr. f. rationelle Medicin, Bd. I, 1851.

POUCHET. *Recherches expérimentales sur la congélation des animaux.* Journ. de l'Anat. de Robin, 1866; Medical Times and Gazette, 1865

QUINQUAUD. 1° *Influence de la températur. sur l'absorption d'oxygène et la formation du sucre.* C. R., CIV, p. 1542; 2° *De l'influence du froid et de la chaleur sur les phénomènes de la respiration et de la nutrition élémentaire,* Journal de l'Anatomie, XXIII, p. 327, 1887.

RAUDNITZ. *Die Wärmeregelung beim Neugeborenen.* Zeitsch. f. Biologie, 1888, t. 24, pp. 423-553.

RICHARDSON. 1° *On some effects of extreme cold on organic functions.* Medical Times and Gazette, 1867. Analysé dans *Gazette médicale de Paris,* 1868, p. 657; 2° *Sur la mort par submersion et par le froid.* Med. Times and Gazette, 1871.

RICHER. *Du refroidissement.* Thèse. Paris, 1860.

ROSENTHAL. 1° *Les refroidissements.* Revue scientif., 1873-1874, p. 611; 2° *Ueber Erkältung.* Berliner klin. Wochenschr., 1872, n° 38.

ROSENTHAL (J.). *Ueber künstl. Athmung.* Archiv f. Physiologie, 1889.

SAMSON. (Voir HIMMELSTEEN.)

SCHELSKE. *Ueber die Veränderung d. Erregbarkeit durch die Wärme.* Heidelberg, 1860.

SCHULZ (H.). *Abhängigkeitverhältniss zwischen Stoffwechsel u. Körpertemperatur.* Pflüger's Archiv, Bd. XIV, 1877, p. 78.

SOLTMANN. *Centralblatt f. med. Wissensch.,* 1875, 1876, 1878.

SPECK. *Archiv f. klinische Medicin,* XXXIII.

STOLNIKOW. *Die Aichung d. Blutstromes in d. Aorta d. Hundes.* Archiv f. Physiologie, 1886, p. 4.

STÖHR. *Tod durch Erfrieren.* Schneider's Annal. d. Staatsarzneikunde, 1845, Bd. X.

TARCHANOFF. *Centralblatt f. med. Wissensch.,* 1879.

THOLOZAN (voir BROWN-SÉQUARD).

TOURDES. Article *Froid* (Médecine légale). *Dict. des sciences méd. de Dechambre.*

UHLE et WAGNER. *Pathologie générale.* Trad. franç., p. 81. (Résumé des expériences de Walther.)

URBAIN (voir MATHIEU).

WALTHER. 1° *Studien im Gebiete der Thermophysiologie.* Archiv f. Anat. u. Physiologie, 1865; 2° *Vorläufige Mitthlg.*, dans Virchow's Archiv, Bd. XXV, 1862; 3° *Die Gesetzen d. Abkühlung.* Centralblatt f. med. Wiss., n° 17, p. 257, 1866; 4° *Centralblatt f. med. Wiss.*, 1864, n° 51; 1865, n° 31.

WERTHEIM. *Ueber Erfrierung (exp. patholog. Untersuch.).* Wiener med. Wochenschr., n^os 19-23, 1870.

WINTERNITZ. *Beiträge z. Lehre d. Wärmeregulation.* Archiv f. pathol. Anatom., LVI, 1872, pp. 181-201.

WURSTER. *Temperaturverhältnisse d. Haut.* Reichsanzeiger, 1887.

---

§ 1. — EXPOSÉ HISTORIQUE.

Dans le mécanisme de la mort par le froid, l'asphyxie, suivant une des opinions les plus répandues, jouerait un rôle tout à fait prépondérant. Ces mots : asphyxie par le froid, constituent presque une phrase consacrée qu'on retrouve à chaque instant (Tourdes, Boyer); c'est ainsi que Brown-Séquard et W. Edward citent les jeunes animaux comme offrant une grande résistance à l'asphyxie par le froid. Quelques physiologistes, Forster, Catiano, n'admettent que l'asphyxie, à l'exclusion de toute autre cause de mort; Horvath lui attribue un rôle très important (5, p. 279). On sait qu'il a soutenu que les centres respiratoires ne fonctionnent plus dès que leur température descend au-dessous de 21° C. D'autres enfin, avec Lacassagne, s'appuyant sur des expériences de Mathieu et Urbain, admettent l'asphyxie comme cause de mort, dans le refroidissement lent, tandis que dans le refroidissement rapide, le mécanisme de la mort serait différent et ne dépendrait pas de la respiration.

Ce qui a contribué surtout à répandre et à fortifier cette idée que les animaux refroidis meurent par cessation de la respiration, c'est l'importance qu'on a attachée à la respiration artificielle comme moyen de rappeler à la vie une personne ou un animal menacé de mourir de froid.

Du reste, la plupart des auteurs qui ont traité cette question n'ont pas eu recours à la méthode expérimentale. Leur opinion repose sur des observations médicales plus ou moins incomplètes et sur des résultats d'autopsies de personnes mortes de froid, résultats des plus variables et peu caractéristiques.

En effet, si les expériences sur les effets d'un froid passager sont nombreuses, il n'en est pas de même, en revanche, au sujet du froid considéré comme cause de mort. Walther, Horvath, Claude Bernard, sont, pour ainsi dire, les seuls expérimentateurs à citer à ce point de vue.

Claude Bernard attribue la mort à l'anémie cérébrale, quoique n'ayant pas fait d'expériences spécialement destinées à résoudre ce problème.

Tout récemment Quinquaud (2), en s'appuyant sur les résultats d'analyse du sang veineux et artériel de chiens morts de froid, est arrivé à la conclusion que l'asphyxie ne joue aucun rôle dans la mort par le refroidissement.

Quant au travail de Walther, l'imperfection de certaines parties de sa méthode, l'inexactitude de quelques-unes de ses conclusions, peuvent inspirer une certaine défiance sur la valeur des résultats obtenus.

J'aurai l'occasion de revenir plus d'une fois, dans le cours de ce travail, sur les conclusions d'Horvath.

§ 2. — Disposition des expériences.

Les animaux dont je me suis servi étaient d'assez jeunes chiens, de petite taille dans la plupart des cas.

L'animal est attaché sur la gouttière d'opération et anesthésié par le chloroforme; celui-ci est administré en petite quantité et seulement au début de l'expérience. D'ailleurs, sur deux chiens non chloroformisés, la marche de l'expérience fut très sensiblement la même.

La pression sanguine et la respiration sont enregistrées sur le grand kymographe de Hering, depuis le début de l'expérience jusqu'à la mort de l'animal.

L'inscription de la respiration se fait de la façon suivante : le chien respire par l'intermédiaire d'une canule trachéale dans une grande bouteille (dame-jeanne); les variations de la pression se transmettent à un tambour à levier (procédé Paul Bert, Hering). Ce procédé offre de réels inconvénients si l'on opère sur de grands chiens à cause de la difficulté de se procurer un réservoir assez grand; chaque fois qu'on laisse l'animal respirer à l'air libre, la pression sanguine baisse, l'amplitude des mouvements respiratoires diminue. Ces inconvénients ne se montrent pas si le réservoir d'air représente un très grand nombre de fois le volume des poumons de l'animal. Celui-ci respire d'ailleurs à l'air libre pendant la plus grande partie de la durée de l'expérience. On ne relie sa trachée au réservoir d'air qu'au moment des inscriptions de la respiration.

Sur les graphiques intercalés dans ce travail (graphiques qui doivent être lus de gauche à droite), la descente du levier inscripteur indique l'inspiration; la montée, l'expiration.

La carotide est reliée à un manomètre à mercure de Ludwig (canule François-Franck).

La température est prise dans le rectum.

Comme moyen de refroidissement, j'ai toujours employé l'eau froide dont la température variait entre 10° et 12° C. L'animal fixé sur la gouttière est placé au début de l'expérience, à sec, dans un grand bac, dans une position inclinée. Avant de faire agir l'eau froide, on prend un tracé de respiration et de pression sanguine qui puisse servir de point de comparaison. Puis on ouvre le robinet de la distribution d'eau, auquel fait suite un tube de caoutchouc large et épais qui amène un vigoureux jet d'eau que l'on promène à la surface de l'animal.

On continue l'aspersion jusqu'à immersion complète, la tête restant cependant toujours hors de l'eau.

§ 3. — RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES.

A. — *Modifications observées dans la respiration au cours du refroidissement.*

Avant l'aspersion d'eau froide, le nombre de mouvements respiratoires (animal chloroformisé) varie dans de larges limites d'un chien à l'autre (de 16 à 4 pour six secondes).

L'aspersion d'eau produit des effets différents suivant que la respiration est rapide ou lente.

1º Si les mouvements respiratoires sont rapides, l'aspersion les ralentit : ainsi ils peuvent être réduits de 16 à 11, de 14 à 10.

2º Si les mouvements respiratoires sont lents, l'aspersion les accélère ; ils peuvent être portés de 1 à 10, de 4 à 9.

Le nombre de mouvements respiratoires dans les deux cas converge vers une moyenne qui, dans les expériences dont il s'agit, était de 10.

3º Dans les deux cas, la profondeur, c'est-à-dire l'amplitude sur le graphique, augmente.

Chez un chien sur lequel l'aspersion n'avait pas été faite d'une manière continue, les changements dans l'activité de la respiration ont pu être observés avec la plus grande facilité. A la cessation de l'aspersion (temp. de l'eau = 12º C.), les mouvements respiratoires se ralentissent visiblement ; le nombre est le même que celui observé avant l'aspersion. A la reprise de l'aspersion (par exception, eau à 8º C.), on obtient une nouvelle accélération égale à celle produite par l'aspersion du début (fig. 1).

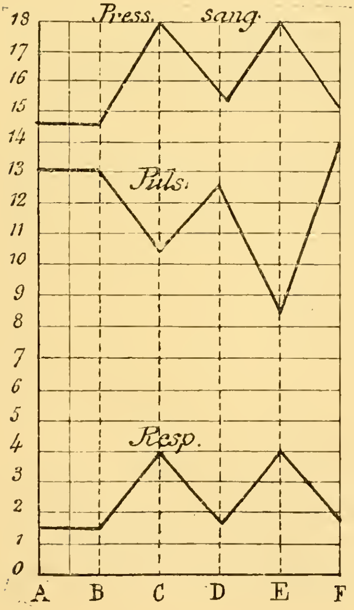


Fig. 1.

Diagramme du chien nº VI.

Début de l'expérience.

De A en B : avant l'aspersion.
De B en C : aspersion (12º C.).
De C en D : cessation de l'aspersion.
De D en E : reprise de l'aspersion.
De E en F : continuation de l'aspersion (8º C).

La ligne supérieure indique les variations de la pression sanguine (en centimètres de mercure); la ligne moyenne, celles dans le nombre des pulsations; l'inférieure, le nombre des mouvements respiratoires (pour six secondes).

La profondeur des mouvements respiratoires ne suit pas les mêmes variations; l'augmentation d'amplitude du début persiste.

4° Cette période d'accélération ne dure guère. La respiration se ralentit insensiblement, d'autres fois brusquement (de 10 mouvements à 4 au bout de 5 minutes, de 9 à 3 au bout de 25 minutes). Au bout d'un certain temps (un quart d'heure en moyenne), la fréquence est de 1 à 3 pour 6 secondes. La respiration conserve cette fréquence presque jusqu'à la fin de l'expérience, c'est-à-dire jusqu'à la mort de l'animal. De plus, le nombre de mouvements respiratoires est généralement alors à peu près égal à celui observé avant l'aspersion.

Il y a cependant quelques exceptions, certains chiens présentant des pauses respiratoires quelquefois très longues, dont la durée peut être de plusieurs minutes.

5° L'aspersion d'eau froide, avons-nous dit, détermine toujours une augmentation de l'amplitude des mouvements respiratoires.

En général, cette augmentation persiste beaucoup plus longtemps que l'accélération du début.

Cette persistance n'est pas toujours aussi manifeste que dans le cas donné comme exemple (fig. 2), mais elle est constante.

Le tableau suivant donne le résultat de quatre expériences :

	Chien n° I	Chien n° II	Chien n° III	Chien n° IV
L'amplitude diminue au bout de	$^1/_2$ h.	1 h. 15 m.	1 h. 45 m.	45 m.
La période de mouvements respiratoires accélérés est terminée après	15 m.	$^1/_2$ h.	15 m.	15 m.

C'est la combinaison des deux facteurs fréquence et profondeur des mouvements respiratoires, qui représente l'énergie de la ventilation pulmonaire. Les travaux de Pflüger et de quelques-uns de ses élèves ont démontré qu'il existait deux

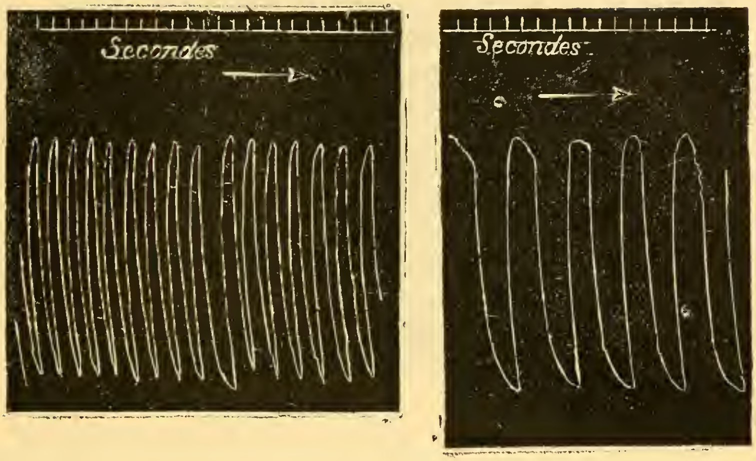


FIG. 2.

A. Graphique de respiration pris au début de l'aspersion, à 10 heures.
B. Graphique pris à midi, 20 minutes avant la mort de l'animal ; température rectale : 25° ; pression sanguine : 8 centimètres.

périodes dans la consommation de l'oxygène des animaux soumis à un refroidissement progressif ; à l'augmentation de cette consommation au début, succède une diminution constante. A la première période, correspondent l'accélération et l'augmentation d'amplitude ; comme à la seconde, le ralentissement de la respiration combiné à la diminution de l'amplitude, diminution qui survient plus ou moins tôt.

Au début de l'aspersion, les mouvements respiratoires sont donc plus profonds et plus fréquents. Il s'agit vraisemblablement d'une action réflexe sur les centres respiratoires, ayant son point de départ dans la vive irritation des nerfs cutanés sous l'influence du froid.

Mais cette irritation des nerfs cutanés ne persiste pas longtemps et fait bientôt place à l'anesthésie par le froid, anesthésie dont il est facile de se convaincre directement.

A ce moment, en effet, les changements signalés à la figure 1, comme se produisant dans le rythme respiratoire sous l'inflence de l'aspersion, ne s'observent plus : les lésions mécaniques des nerfs cutanés obtenues par incision de la peau ne provoquent également aucun réflexe respiratoire.

L'anesthésie des nerfs cutanés supprime l'accélération respiratoire du début de l'expérience et le nombre des mouvements respiratoires est ramené approximativement à ce qu'il était avant l'aspersion d'eau froide.

On pourrait conclure de ce qui précède qu'à l'état ordinaire, les nerfs cutanés ne semblent pas jouer le rôle important que certains physiologistes ont voulu leur attribuer, la suppression de leur fonctionnement par le froid ramenant le nombre de mouvements respiratoires à ce qu'il était avant leur excitation par aspersion d'eau.

Avant d'examiner les changements produits sur la respiration au point de vue du rythme, j'ajouterai que jamais, ni sur les chiens, ni sur quelques lapins opérés dans les mêmes conditions, je n'ai remarqué les arrêts de la respiration obtenus par Falk au début de l'aspersion d'eau froide.

6° Le type des mouvements respiratoires présente quelques particularités intéressantes.

A l'état normal, l'expiration se fait d'une façon absolument paisible ; la durée normale de l'inspiration est plus courte que celle de l'expiration (environ comme 10 : 14).

Ce rapport semble se renverser après un certain degré de refroidissement, l'expiration active se fait rapidement ; l'ascension du levier inscripteur est brusque : sur le graphique, elle est presque verticale. L'inspiration se fait avec une plus grande lenteur : cette lenteur peut être même considérable (fig. 3 et 4).

Ce ralentissement s'observe presque chez tous les animaux en expérience, quoiqu'il ne s'observe pas à chaque inspiration.

De plus, le ralentissement remarquable de l'inspiration ne se produit jamais qu'à une période assez avancée du refroidissement, ainsi que le démontrent les indications placées au-dessous des figures 3 et 4.

7° Comme le montre la figure 4, une pause peut s'intercaler entre les deux parties de l'inspiration. L'inspiration peut, dans

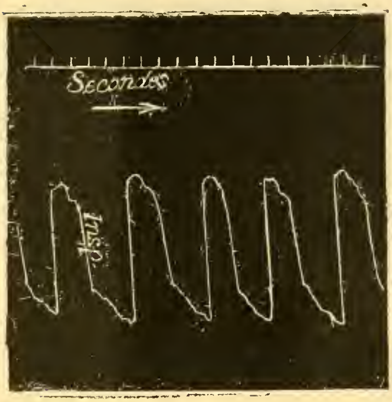


Fig. 3.

Graphique de respiration. Chien nº V. Durée du refroidissement : 1 h. 45 m.; température rectale : 26º C.

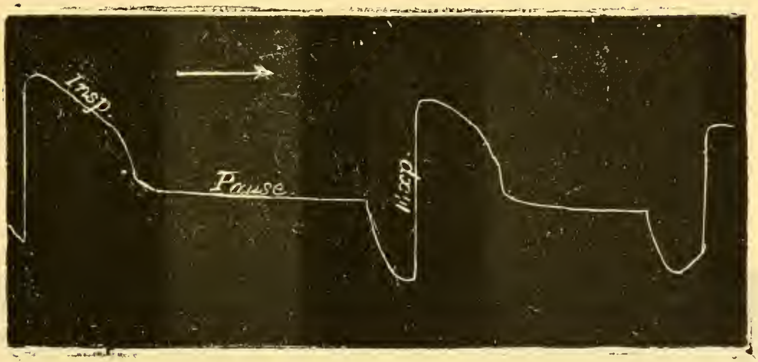


Fig. 4.

Graphique de respiration. Chien nº VI. Durée de refroidissement : 2 heures; température rectale : 25º C.

Remarque. — La circulation a cessé. Même vitesse du cylindre enregistreur qu'à la figure 3.

certain cas, soit être coupée d'expirations actives (la réciproque est d'ailleurs vraie), soit même ne pas s'achever (fig. 5).

On observe fréquemment des arrêts de la respiration ou pauses.

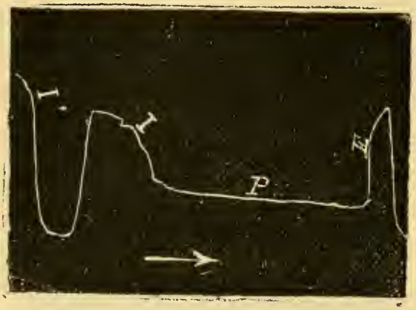


Fig. 5.

Graphique de respiration. Chien nº VI. L'inspiration I ne s'achève pas, interrompue par une pause. En E, expiration ; en I' inspiration complète. Même vitesse du cylindre enregistreur, qu'à la figure 3.

Ces pauses sont de différente nature.

a) On sait qu'à l'état normal il n'intervient pas de pause entre l'inspiration et l'expiration : chez un animal refroidi, une telle pause peut se présenter par suite de la suppression du fonctionnement des fibres sensibles inspiratrices et expiratrices du nerf vague (Hering et Breuer, Léon Fredericq). Le graphique obtenu dans ces conditions rappelle celui pris chez un animal après la section des pneumogastriques (Léon Fredericq). La pause est beaucoup plus marquée si l'on a sectionné *un* des pneumo-gastriques (fig. 6).

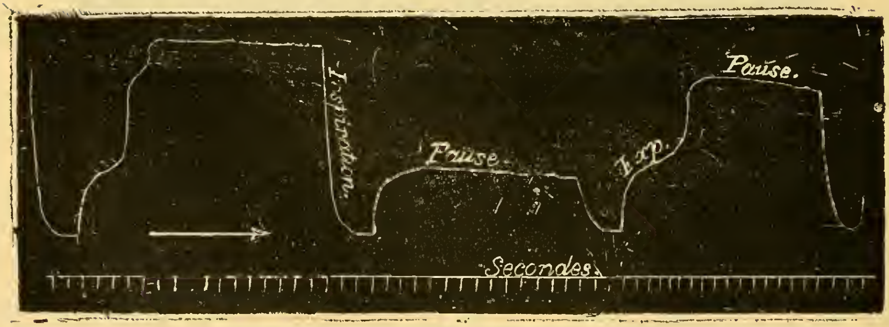


Fig. 6.

Graphique de respiration. Chien nº XIV. Température rectale : 24° C. ; durée du refroidissement : 2 $^1/_2$ h.

Remarque. — Pneumogastriques intacts.

Cette pause ne s'observe pas dans chaque expérience ; elle peut apparaître, soit avant, soit après la cessation de la circulation.

b) Les pauses qu'il m'a été donné de constater le plus souvent, dans chaque expérience pour ainsi dire, sont celles qui divisent une des parties d'un mouvement respiratoire, soit l'inspiration, soit l'expiration, soit même les deux à la fois.

Ces pauses sont quelquefois extrêmement longues : parfois même elles durent plusieurs minutes ; pendant ce temps, la pression sanguine baisse très légèrement et remonte de même à la reprise de la respiration : donc aucun symptôme d'asphyxie. Les pauses peuvent apparaître plus ou moins tôt, quelquefois une demi-heure après le commencement de la réfrigération. Dans un de ces derniers cas, l'animal avait une température rectale de 26° C. J'avais cru avoir affaire à une espèce de syncope respiratoire et établi la respiration artificielle. Qu'on entretienne ou non la respiration artificielle, les mouvements respiratoires réapparaissent au bout d'un certain temps, sans que l'animal semble être incommodé le moins du monde. Il " oublie „ de respirer, suivant l'expression pittoresque de Mosso.

De plus, la respiration artificielle semble ne pas avoir beaucoup d'influence, les mouvements respiratoires réapparaissant quelquefois pendant qu'on entretient activement cette dernière.

Les pauses séparent, ou bien un seul mouvement respiratoire, ou bien des groupes de mouvements respiratoires. Le premier cas est presque général ; je n'ai observé le second cas que trois fois (fig. 7 et 8).

Chez le chien n° XIV, les pauses séparant les mouvements respiratoires n'étaient pas complètes ; entre des mouvements respiratoires, groupés comme ceux figurés aux tracés 7 et 8, mouvements d'amplitude normale, se remarquent de petits mouvements faibles et superficiels, qui ressemblent, comme le dit Mosso, à des mouvements respiratoires avortés (v. fig. 9).

On a donc affaire ici aux phénomènes de respiration intermittente et rémittente, tels que Mosso les a obtenus sur des

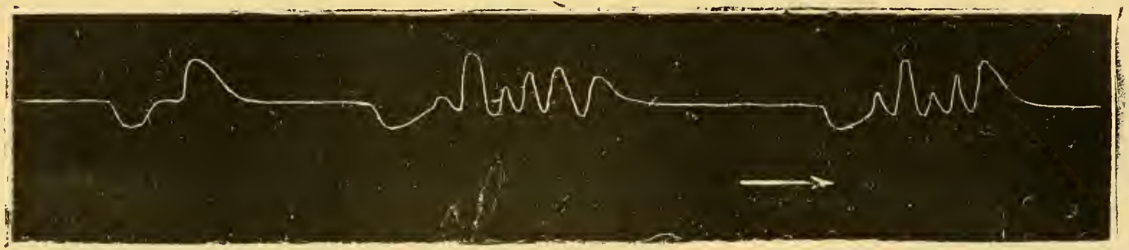


Fig. 7.

Graphique de respiration. Chien nº II. Température rectale : 15º C.; durée du refroidissement : 2 h. 10 m. Tracé pris une demi-heure avant la mort. (Dans ce tracé, le cylindre enregistreur tourne avec la même vitesse que dans les autres tracés figurés dans ce travail.)

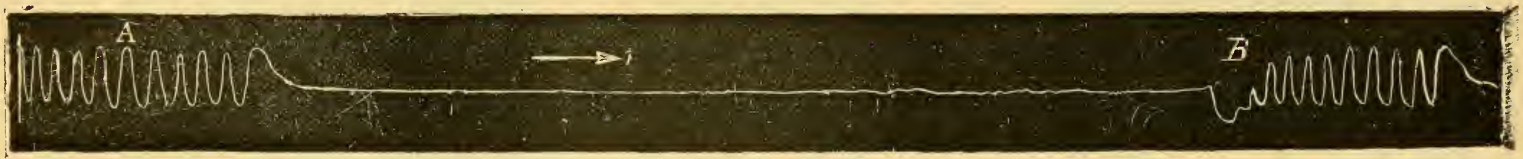


Fig. 8.

Graphique de respiration. Tracé pris chez le même chien qu'à la figure 7. La circulation a cessé. Durée du refroidissement : 2 $1/2$ h.; température rectale : 14º C. Avant la série A comme après la série B, il y a une pause à peu près de même durée que celle figurée sur le tracé.

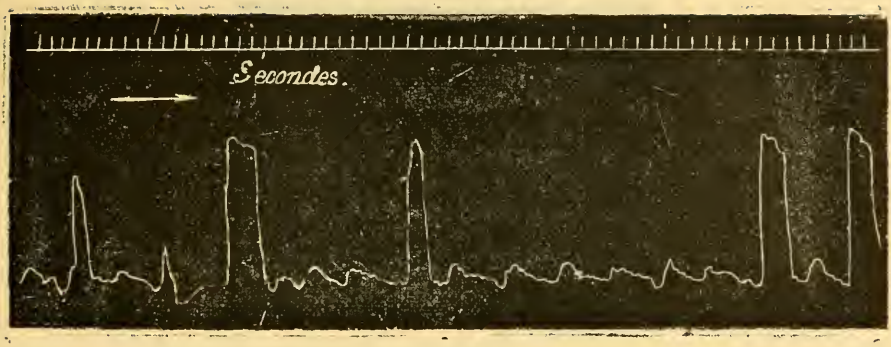


Fig. 9.

Graphique de respiration. Chien nº XIV. Durée du refroidissement : 1 h. 30 m.

animaux à sang chaud (chiens, lapins), auxquels il avait injecté une forte dose de chloral, soit dans la veine jugulaire, soit dans la cavité abdominale.

Je dois ajouter que, dans les expériences de refroidissement, ce qu'on observe le plus souvent, ce sont des pauses séparant un ou deux mouvements respiratoires.

C'est surtout vers la fin de l'expérience, soit avant, soit après la cessation de la circulation, qu'on obtient des pauses donnant aux mouvements respiratoires un type un peu particulier ; on remarque ce rythme presque chez tous les chiens ; c'est en quelque sorte un rythme final, quoiqu'il alterne, d'ailleurs, avec des mouvements respiratoires d'un caractère tout à fait normal (fig. 7). Il ne diffère que par la présence d'une pause divisant l'inspiration en deux parties, l'inspiration ne s'achevant pas immédiatement ; il faut remarquer, de plus, qu'il y a parfois une série de transitions entre l'inspiration ralentie et la pause respiratoire. A l'expiration, le même phénomène peut se présenter : il est cependant plus rare (fig. 10).

Enfin, la pause peut se présenter deux fois à chaque mouvement respiratoire, à l'inspiration comme à l'expiration.

C'est une sorte de respiration intermittente (voir fig. 11), à un seul mouvement respiratoire.

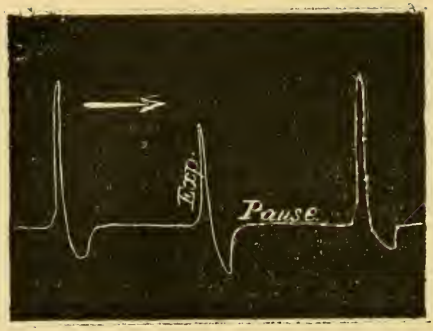


Fig. 10.

Graphique de respiration. Chien nº XII. Durée du refroidissement : 2 h. 15 m ; température rectale : 27° C.

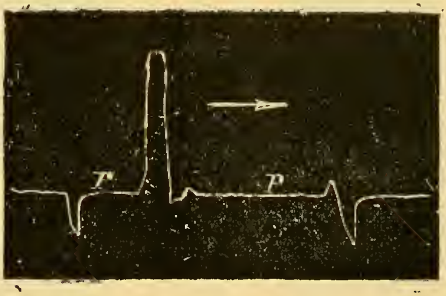


Fig. 11.

Graphique de respiration. Chien nº XIV. Mêmes indications que pour la figure précédente.

8º De ce qui précède, on peut tirer quelques conclusions intéressantes sur les altérations apportées au fonctionnement des centres respiratoires.

Le froid semble, en effet, ne pas agir de la même façon sur le centre d'inspiration et sur le centre d'expiration, en ce sens que le dernier résiste mieux que le premier à son action : j'ai montré, dans les pages précédentes, le ralentissement de l'inspiration, l'accélération relative de l'expiration, les pauses qui interviennent plus souvent dans l'inspiration que dans l'expiration, ou qui peuvent séparer l'expiration de l'inspiration.

L'excitation du pneumogastrique donne des résultats concordants avec cette interprétation. Voici, en effet, ce qu'on observe :

Une excitation électrique d'une valeur donnée choisie de façon à ne produire aucun effet à l'état normal n'en produira pas davantage dans les premières périodes du refroidissement.

A une période plus avancée du refroidissement, avec un courant de même intensité, on remarque une prédominance plus ou moins accusée, mais constante, du type expiratoire (fig. 12) ; la figure 12 montre une augmentation de la pause entre l'expiration et l'inspiration ;

Quelquefois on observe une période latente assez prononcée ; quelquefois aussi l'effet de l'excitation peut se prolonger pendant un certain temps (fig. 12, après A').

Le froid fait pour ainsi dire " une brèche „ dans la résistance qu'oppose le centre d'expiration à l'excitation.

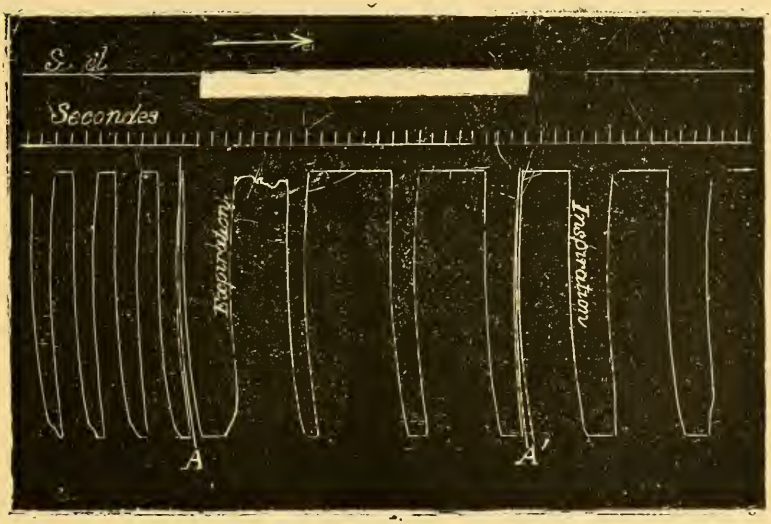


FIG 12

Graphique de respiration ; excitation du nerf vague. Chariot de du Bois-Reymond : 0, deux éléments. Signal Despretz dans le circuit primaire. Un des pneumogastriques intact, l'autre sectionné. Le nerf intact est excité. Température rectale : 23°,5 C.; durée du refroidissement : 1 h. 30 m. En A et A', un arrêt de l'appareil enregistreur.

Cette expérience montre aussi que le centre d'expiration supporte mieux l'action du froid, et est plus difficilement excitable que le centre d'inspiration (Marckwald).

Il faut rapprocher ce résultat de celui obtenu par M. Fredericq dans l'excitation du vague chez des lapins à bulbe refroidi : là, l'arrêt en expiration est des plus caractéristiques et absolument constant.

9° La respiration finit par s'arrêter tout à fait. Cet arrêt de la respiration survient toujours plusieurs minutes après la cessation des battements du cœur. Il est dû, non à l'action directe du froid sur les centres respiratoires, mais à l'anémie des centres, qui est la conséquence de l'arrêt du cœur.

B. — Modifications observées dans la circulation.

1° *Pression sanguine. — Nombre de Pulsations.*

La première aspersion d'eau froide a toujours pour conséquence immédiate une hausse de la pression et un ralentissement des pulsations (François Frank, Marey, Bence Jones et Dickinson, etc.). Ces variations s'effectuent avec une rapidité plus ou moins grande. Si, au bout de quelques minutes, on cesse l'aspersion, la pression et le nombre de pulsations redeviennent normaux (voir fig. 1, diagramme VII). A la reprise de l'aspersion, les nouvelles variations sont absolument comparables à celles obtenues la première fois (fig. 1).

La hausse de la pression résulte de la contraction réflexe des vaisseaux périphériques et le ralentissement des pulsations d'une exagération du tonus du nerf vague : au début, ces deux phénomènes marchent toujours de pair.

La hausse de la pression a, dans les expériences faites, une valeur moyenne de 3 centimètres de mercure ; le ralentissement des pulsations est plus ou moins prononcé. Il n'est pas possible d'établir un rapport moyen exact entre ces deux phénomènes, comme le montrent d'ailleurs le diagramme VII de la figure 1 et aussi le tableau suivant :

Changements observés pendant les cinq premières minutes de l'aspersion.		
CHIENS.	HAUSSE de la pression sanguine.	RALENTISSEMENT des pulsations
N° I	3 centimètres. . .	3 pulsations de moins.
N° II.	4 — . . .	1 pulsation —
N° IV	3 — . . .	4 pulsations —
N° VIII.	3 — . . .	4 — —

Le mécanisme suivant lequel s'opèrent ces changements est plus ou moins perfectionné, fonctionne plus ou moins rapidement (Rosenthal); c'est ainsi que chez un tout jeune chien d'une quinzaine de jours l'aspersion n'avait pour résultat ni une hausse de la pression, ni un ralentissement des pulsations.

Cette absence de contraction des vaisseaux cutanés (pression sanguine constante) expliquerait probablement en partie le refroidissement si rapide des animaux à sang chaud nouveau-nés (W. Edwards, Milne Edwards, Nassarof, Raudnitz, p. 458 et suivantes. Voir travaux de Soltmann et Tarchanoff).

A la hausse de la pression sanguine du début succède une baisse plus ou moins rapide (période EF de la figure 1). A partir du point E, la pression baisse constamment (voir aussi figure 13, diagramme IV; le diagramme n° V fait seul exception). A cette diminution de pression répond une augmentation du nombre des pulsations (fig. 1, période EF; à partir du point F, le nombre des pulsations diminue rapidement).

La diminution de pression doit s'expliquer par une dilatation des mêmes vaisseaux périphériques. La preuve, d'ailleurs, se trouve dans l'abaissement rapide de la température, abaissement qui ne s'explique que par une mise au contact, dans les parties cutanées, du sang et du milieu ambiant.

Les interprétations diffèrent au sujet de cette dilatation; s'agit-il d'une “ réaction „ provoquée par l'énergique contraction du début, ou bien d'une “ paralysie vasculaire „ provoquée par la forte impression de froid du début? (Rosenthal, Marey, Afanasiew). D'un autre côté, le refroidissement si intense de la peau (voir plus haut les expériences de Colin) n'aurait-il pas un rôle à jouer?

Quoi qu'il en soit, cette dilatation constitue une circonstance défavorable à la régulation de la température et facilite le refroidissement consécutif.

Jusqu'à ce moment les résultats des expériences concordent,

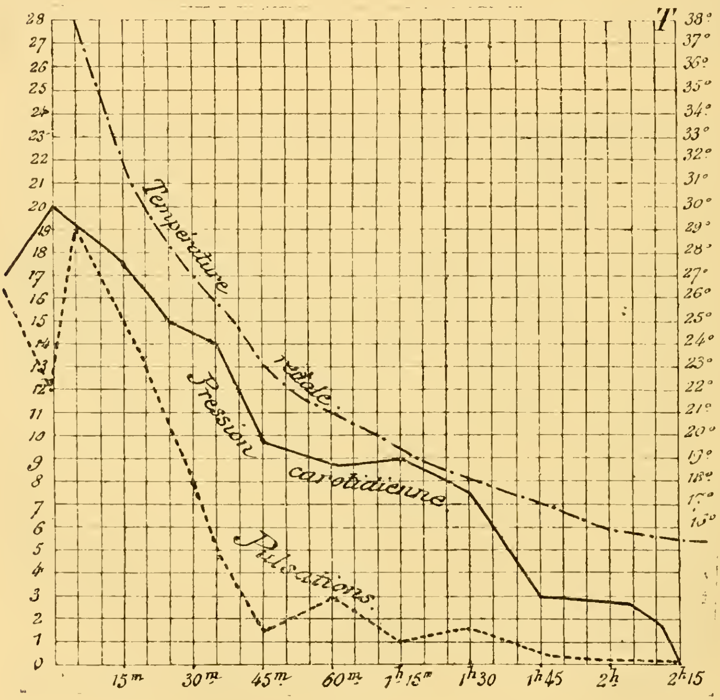


Fig. 13.

Diagramme de l'expérience faite sur le chien n° IV. Sur la ligne horizontale est inscrit le temps, un côté du carré représentant une durée de cinq minutes. La pression est indiquée en centimètres de mercure. Le nombre de pulsations est celui observé pendant six secondes. *A droite* la température. *A gauche* de la ligne verticale se trouve la période du début de l'aspersion.

mais dans les périodes suivantes du refroidissement il y a de grandes différences suivant les différents chiens, suivant la plus ou moins grande aptitude qu'ils ont à lutter contre le froid.

Je n'ai pas à m'occuper ici des divers phénomènes qui se passent dans la lutte contre le froid.

J'aurai seulement une remarque à faire sur les différences considérables de la durée de la lutte contre le froid chez les chiens en expérience.

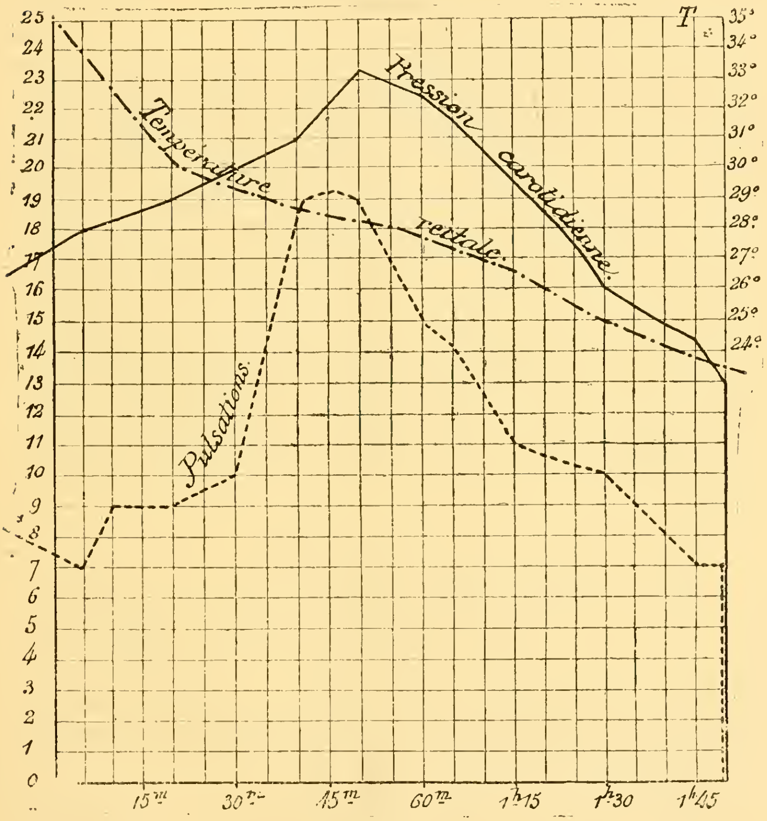


Fig. 14.

Diagramme de l'expérience faite sur le chien n° V. Mêmes indications que pour la figure précédente. 1 h. 50 m. après le début de l'expérience, la pression sanguine tombe brusquement à 0.

Tous les observateurs sont d'accord sur ce fait : l'abaissement de la température du cœur a pour effet de ralentir ses pulsations (Newell Martin, Lauder-Brunton, Cyon, Horvath, Schelske, Bowditch, Luciani). La plupart de ces expériences ont été faites sur des cœurs de grenouilles, ou sur des cœurs de mammifères soit extraits de la cage thoracique, soit isolés physiologiquement par ligature des artères.

Sur le cœur conservé dans ses connexions anatomiques et physiologiques, cette action du froid s'exerce au bout d'un certain temps (fig. 13 et 15).

L'accélération passagère des pulsations qu'on remarque à la figure 14 et que j'ai pu observer dans environ le quart des expériences, constitue une exception à la règle formulée plus haut : le froid ralentit les pulsations du cœur; mais à cette accélération correspondent les différences concordantes du côté de la respiration; les animaux présentant cette accélération accusent des mouvements respiratoires un peu plus fréquents, d'une amplitude un peu plus considérable; enfin, leur refroidissement se fait moins rapidement. En résumé, chez ces animaux la lutte contre le froid a une plus grande durée. Chez ces animaux l'action directe du froid sur le cœur (ralentissement des pulsations) s'exerce beaucoup plus tard, après le commencement du refroidissement, que chez ceux qui luttent moins contre le froid.

Cette action directe du froid s'exerce quand l'animal présente une température d'environ 28° en moyenne.

C'est à ce moment que le lien physiologique qui sert de régulateur à la pression sanguine semble être rompu : à la baisse de cette pression ne répond plus une accélération des pulsations; à partir de ce moment aussi le rapport entre la courbe de la température et celle indiquant le nombre des pulsations est plus étroit (fig. 15).

De plus, cette accélération passagère et exceptionnelle des pulsations cardiaques est intéressante à étudier à un autre point de vue.

Cette accélération devient, en effet, un facteur prépondérant

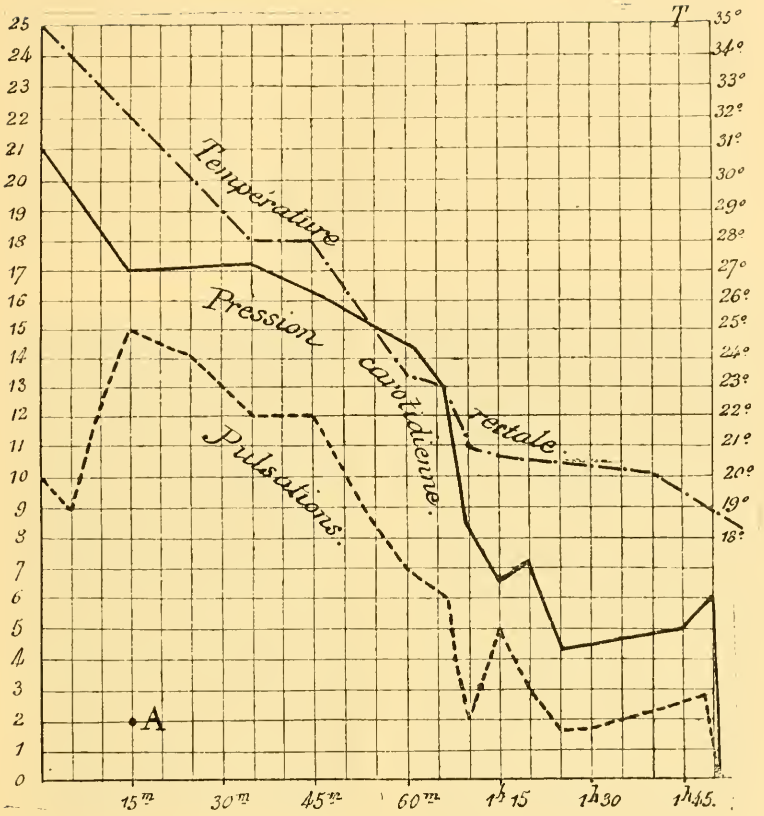


Fig. 15.

Diagramme de l'expérience faite sur le chien n° I. Mêmes indications que pour les diagrammes précédents (voir fig. 13). La période du début de l'aspersion n'est pas figurée. Durée : une dizaine de minutes.

dans la valeur de la pression sanguine qui dépendait surtout, dans les premières périodes du refroidissement, de l'état de dilatation ou de contraction des vaisseaux périphériques.

Le nombre de pulsations a, en effet, une influence très marquée sur la hauteur de la pression sanguine, comme le montre la comparaison des figures 13, 14, 15. A la figure 14, une accélération considérable fait hausser la pression; une accélération moins considérable ralentit la chute de la pression sanguine (comparez fig. 13 et a5).

Or c'est cette accélération des pulsations qui détruit le parallélisme inévitable entre la courbe de la température et celle de la pression (1) ; il y a, en effet, un rapport de cause à effet entre la première et la seconde, une baisse de la pression indiquant une dilatation de vaisseaux, c'est-à-dire une plus grande facilité, à ce moment, pour le sang à se mettre en équilibre de température avec le milieu réfrigérant.

Dans la deuxième période du refroidissement, la cessation de la circulation peut se faire ou d'une manière brusque ou plus ou moins insensiblement (voir fig. 13, 14, 15). La valeur de la chute peut être considérable. Chez le chien n° III, la pression tombe brusquement de 16 centimètres de mercure à 0.

Avant de terminer ce paragraphe, j'ai à faire remarquer une coïncidence assez intéressante qui s'est produite plusieurs fois. A partir d'une certaine température, ai-je dit plus haut, le cœur semble subir directement l'action du froid, c'est-à-dire donc qu'à la baisse de la pression il ne répond plus par une accélération de pulsations, le froid ne permettant plus au nerf vague de fonctionner normalement. Plusieurs fois j'ai pu constater que c'était précisément à ce moment que les mouvements respiratoires atteignaient la fréquence qu'ils conservaient jusqu'à la fin (voir fig. 15 en A, et aussi fig. 1 : en F les pulsations commencent à se ralentir. En F aussi les mouvements respiratoires se produisent avec une fréquence de deux pour six secondes, jusqu'à la mort de l'animal).

2° *Variations respiratoires de la pression artérielle.*

On sait que chez le chien, à l'inverse de ce qui se présente chez les autres animaux, à l'exception du porc cependant, on observe à l'inspiration une accélération des pulsations et une hausse de la pression (Léon Fredericq, 2). Le froid supprime cette discordance entre les variations de la pression sanguine (artérielle) et celles de la pression pleurale, c'est-à-dire, au point de vue du résultat, a la même action que l'atropine, la saignée et la fièvre (Léon Fredericq, 4) (voir fig. 16 et 17). La pression monte alors à l'expiration.

---

(1) François Franck avait déjà fait remarquer ce rapport étroit, en signalant cependant un certain nombre d'exceptions. Ces exceptions m'ont paru relativement assez nombreuses et ayant leur cause dans le nombre des pulsations.

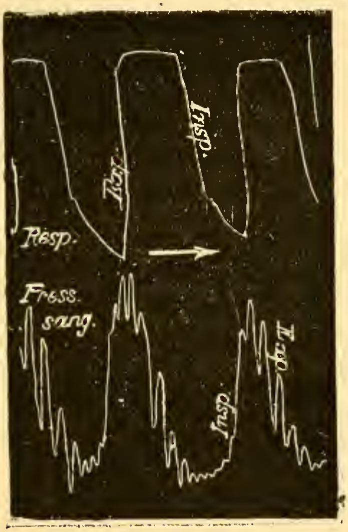


Fig. 16.

Tracé supérieur : respiration ; tracé inférieur : pression artérielle. Variations respiratoires particulières au chien : accélération des pulsations et hausse de la pression à l'inspiration.

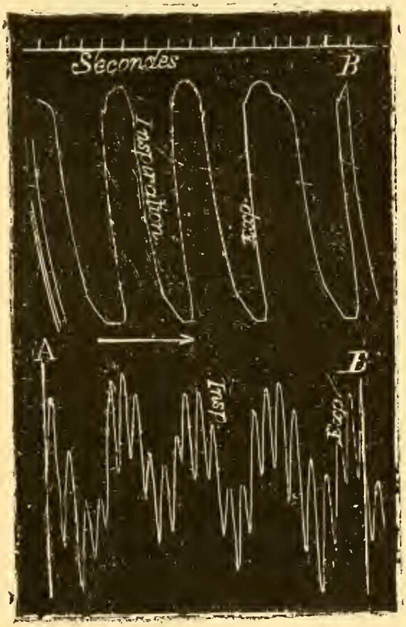


Fig. 17.

Tracé supérieur : respiration ; tracé inférieur : pression artérielle. Même chien (n° VII). Température rectale : 27°,5 ; durée du refroidissement : 1 h. 50 m. La pression monte à l'expiration.

Cette suppression ne se fait pas brusquement : souvent on peut observer une période où la pression commence à monter

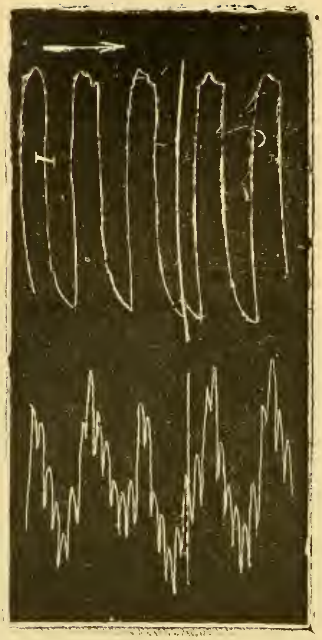


FIG. 18.

Tracé supérieur : respiration ; tracé inférieur : pression artérielle. Chien n° VI. Température rectale : 29°; durée du refroidissement : 20 minutes. Ici l'on peut observer une accélération des pulsations à l'expiration. En A, arrêt de l'appareil servant de point de repère.

à la fin de l'inspiration, celle-ci se faisant plus lentement que l'expiration (voir fig. 18).

Quant au nombre de pulsations, il peut être égal à l'inspiration et à l'expiration ; on a alors chez le chien le même tracé que chez un lapin, ou bien il y a une légère accélération des pulsations à l'expiration.

Il est presque impossible de fixer un instant précis pour cette disparition, de la discordance entre les variations de la pression artérielle et celles de la pression pleurale, ni même de fixer exactement une moyenne des conditions dans lesquelles se produit ce phénomène (voir le tableau suivant).

CHIENS.	Temps au bout duquel les variations respiratoires disparaissent.	Température rectale.	NOMBRE des mouvements respiratoires pendant 6 secondes.	NOMBRE des pulsations pendant 6 secondes.	PRESSION artérielle.
N° V. . .	50 minutes.	29°	3	19	23 cent.
N° VII . .	30 —	28°	1 $^1/_2$	10	14 cent.
N° III . .	20 —	34°	2	18	19 cent.
N° VI . .	15 —	35°	2	15	16 cent.

Cette disparition est certainement indépendante de la hauteur de la pression. Elle coïncide avec le ralentissement des mouvements respiratoires et un certain degré de refroidissement.

C. — *Modifications de la température rectale au cours du refroidissement.*

J'ai montré les rapports de la courbe de la température avec celle de la pression artérielle.

Envisagée en elle-même, cette courbe présente deux parties généralement bien distinctes (voir fig. 13 et 14). La première période de refroidissement est une période de refroidissement rapide ; dans la seconde, le refroidissement est beaucoup plus lent : ceci est parfaitement naturel et conforme, d'ailleurs, à la loi de Newton.

On a souvent cité la variation dans le nombre des pulsations comme intervenant d'une façon importante dans la régulation de la température. Walther (3) avait même établi comme une des lois du refroidissement que la vitesse du refroidissement était en rapport avec l'activité du cœur. Cette opinion a été également soutenue par Landois (*Lehrbuch der Physiologie*, 1889. p. 415 et 416). Paul Bert et Liebermeister.

Outre son peu de probabilité *a priori*, cette opinion est complètement en désaccord avec les faits.

Un ralentissement dans les pulsations aurait donc pour conséquence un ralentissement correspondant dans la vitesse du refroidissement. Si, en utilisant les résultats donnés par mes expériences, on trace au-dessus d'une ligne horizontale (fig. 19), la courbe de la diminution de la température, au-dessous, celle indiquant le ralentissement progressif des pulsations, on remarque que les deux lignes divergent également ; d'après la loi de Walther, plus la ligne inférieure (pulsations) s'écarterait de la ligne du O°, moins la courbe supérieure (température) devrait le faire ; il n'en est rien ; la loi est complètement inexacte, on doit en renverser les termes et dire, comme je l'ai indiqué déjà plus haut, confirmant les conclusions de plusieurs physiologistes, que la diminution de l'activité du cœur est en rapport direct avec la rapidité de l'abaissement de la température.

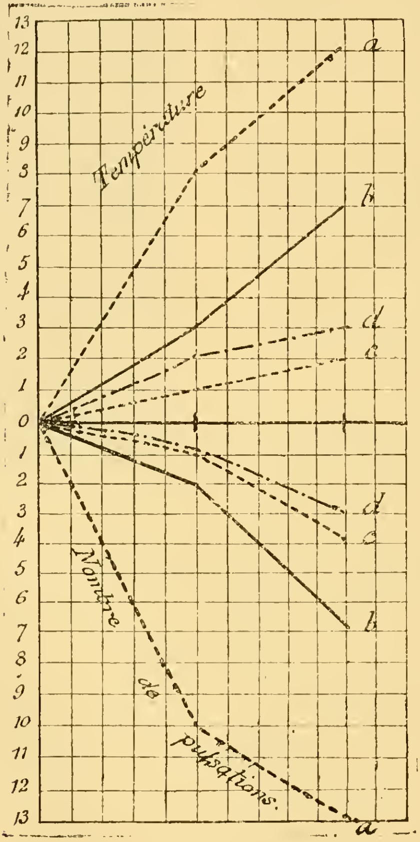


Fig. 19.

Pour la durée de l'expérience, chaque côté du carré répond à 3 minutes. Le tableau montre le résultat des observations pendant deux quarts d'heure (deuxième et troisième de la durée du total refroidissement).

Si je me suis peut-être trop étendu sur une chose qui paraît si naturelle, c'est que, partant de cette proposition fausse, Paul Bert en a tiré les conclusions suivantes :

1° Un animal tué se refroidit plus lentement qu'un animal vivant ;

2° La saignée diminue la vitesse du refroidissement ;

3° L'excitation du nerf vague aurait le même effet.

J'ai eu malheureusement connaissance un peu tard de ces conclusions, qui ont fait l'objet d'une communication à la Société de biologie ; je ne m'occuperai ici que de la première de ces propositions ; quant à la troisième, François Franck en a démontré l'inexactitude.

A première vue, il ne paraît pas facile d'expérimenter sur une pareille donnée ; mais l'oblitération de l'aorte à un niveau convenable, suivant le procédé employé au laboratoire de Ludwig (Stolnikow), modifié par Léon Fredericq, permet de frapper de mort la partie postérieure de l'animal et d'y observer la marche de la température.

L'appareil est des plus simples : il se compose d'une sonde en métal, à une des extrémités de laquelle on fixe solidement un petit morceau (environ 2 centimètres) de tube de caoutchouc fermé à l'autre bout. L'appareil est introduit dans l'aorte thoracique descendante par la carotide gauche, maintenu par une ligature à une hauteur convenable ; à l'aide d'une seringue chargée d'eau et reliée à la sonde, on distend en forme d'ampoule le tube de caoutchouc et on oblitère ainsi complètement l'aorte ; comme moyen de contrôle, on place un manomètre dans l'artère fémorale.

Cette opération a pour résultat de diviser, si l'on peut ainsi s'exprimer, l'animal en deux parties, une partie supérieure vivante, une partie inférieure morte (la paralysie de l'arrière-train est presque instantanée).

Si alors on refroidit l'animal par immersion dans l'eau froide, en prenant toutes les dix minutes la température du rectum et celle de l'œsophage, on observe chaque fois l'abaissement plus rapide de la température rectale (partie morte), abaissement qui s'explique par ces deux faits : paralysie musculaire de l'arrière-train, absence de circulation. Il arrive cependant un moment, dans le refroidissement, où les courbes des températures rectale et œsophagienne, après avoir divergé à partir d'un point commun, se rapprochent et finissent par se confondre : les deux parties de l'animal se retrouveraient à peu près dans les mêmes conditions vis-à-vis du milieu réfrigérant.

Les expériences faites à ce sujet ne sont pas assez nombreuses pour démontrer ce fait très intéressant d'une façon incontestable; des études ultérieures devront rechercher exactement le point de réunion des deux températures, qui m'a paru situé vers 22-25° C.

Remarque. — Les expériences précitées permettent de montrer que l'inégale distribution du sang n'est pas une cause de mort, comme Horvath l'avait prétendu (4, 5).

D'après lui, dans la mort par le refroidissement, la majeure partie du sang s'amasserait dans la cavité abdominale par suite de la paralysie des intestins et amènerait ainsi une anémie des parties supérieures; l'oblitération de l'aorte à un niveau élevé supprime cette cause; on ne remarque pas de changements notables dans les différents phénomènes qui précèdent la mort. On ne trouve pas non plus une quantité de sang anormale, soit dans le foie, soit dans les intestins, à l'autopsie de chiens morts de froid sans avoir subi l'oblitération. (Voir aussi Winternitz, p. 193.)

Pour terminer ce qui concerne la marche de la température dans les expériences de refroidissement, j'ajouterai qu'il est absolument impossible de conclure des particularités de la courbe de la température à la durée de l'expérience; la durée de l'expérience n'a pas non plus d'influence sur la température au moment de la mort : pour deux chiens, par exemple, la mort survenait au bout de deux heures et un quart; les températures différaient de plus de huit degrés.

On peut fixer comme moyenne pour la température finale, 22° C. à 24° C. ; la plus basse atteinte a été 14° C.; la plus haute, 28° C. La durée totale du refroidissement, dans les conditions où je me suis placé, présente une moyenne d'une heure trois quarts à deux heures; elle varie d'une à trois heures. Ces chiffres n'ont pas grande importance, les variations individuelles, les circonstances ayant ici beaucoup plus d'importance que partout ailleurs.

D'après un grand nombre d'auteurs (Hoppe-Seyler, Pflüger, etc.), l'aspersion d'eau froide amènerait une élévation passagère de la température au début de l'expérience.

Colin déclare ne jamais l'avoir observée. Pour ma part, sur une trentaine d'expériences, je ne l'ai remarquée qu'une fois : l'augmentation était d'environ $^2/_5$ de degré.

D. — *Quelques remarques faites à l'autopsie.*

1° La couleur du sang artériel et veineux est un peu différente de ce qu'elle est à l'état normal : le sang artériel a une couleur vermeille ; le sang veineux est moins sombre qu'à l'état normal sur le vivant ; suivant l'expression de Quinquand : “ il s'artérialise „ 2, p. 366. (Ogston, Eulenburg, Claude Bernard.)

C'est peut-être un des rares caractères constants qu'il soit permis d'observer.

Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Falk dans ses expériences sur le sang soumis au refroidissement en dehors de l'organisme.

2° Si on ouvre la poitrine immédiatement après la mort, on peut constater encore la contraction des oreillettes, qui se présente pendant quelque temps avec une assez grande régularité ; une excitation très légère suffit pour les provoquer.

Deux fois j'ai observé les faits suivants :

Une excitation de l'oreillette droite amenait une contraction des deux oreillettes, des veines pulmonaires et des veines caves supérieure et inférieure dans leurs portions voisines du cœur.

L'excitation de n'importe laquelle de ces parties (veines ou oreillettes) produit une contraction générale.

L'excitation se transmet avec un plus grand retard de l'oreillette gauche à la droite qu'en sens inverse.

La tétanisation d'une oreillette amène le délire de cette oreillette et quelques contractions isolées dans l'autre.

L'excitabilité des veines diminue rapidement, beaucoup plus vite que celle des oreillettes. Pour celles-ci, le fait suivant donnera une idée de cette diminution ; à l'ouverture de la poitrine, il suffit, pour obtenir une contraction, de passer légèrement le doigt sur l'oreillette : au bout d'une demi-heure, il faut un courant électrique fourni par deux éléments (Chariot de du Bois-Reymond).

Les ventricules montrent la contraction idio-musculaire, mais ne battent plus ni spontanément, ni à la suite d'une excitation extérieure.

3° A la différence des muscles striés, les muscles lisses des intestins semblent avoir perdu leur excitabilité.

Les mouvements péristaltiques reparaissent spontanément dans une anse intestinale que l'on réchauffe. (Faits déjà signalés par Horvath et Calliburcès.)

§ 4. — Conclusions. *Cause de la mort par le froid.*

Chez tous les chiens on observe la persistance des mouvements respiratoires après la cessation de toute circulation (pression artérielle réduite à O).

La durée de cette persistance varie de deux à six minutes. Parfois la chute de la pression à 0 se fait sans que l'on remarque rien du côté de la respiration. Le nombre de mouvements respiratoires peut quelquefois augmenter ou se ralentir.

Dans les dernières périodes du refroidissement, on peut parfois observer immédiatement, avant ou après la cessation de la circulation, une augmentation considérable du nombre de mouvements respiratoires ; d'après Horvath et d'autres auteurs, cette sorte de convulsion respiratoire se présenterait souvent: ce n'était pas le cas dans les expériences que j'ai faites.

Cette persistance de la respiration malgré l'anémie cérébrale peut paraître paradoxale, si on la compare à ce que l'on obtient chez un lapin auquel on lie les vertébrales et les carotides : convulsions et cessation presque immédiate de la respiration; il n'y a là cependant rien d'étonnant : le froid semble, en effet, transformer les animaux à sang chaud en animaux à sang froid, comme l'avait déjà fait remarquer Claude Bernard, s'appuyant surtout sur les observations médicales de Magendie et de Doyère sur les cholériques. D'après ce dernier, " la vie persisterait, en quelque sorte indépendamment de ses caractères chimiques ordinaires : le cœur ne fonctionne plus, les artères sont vides, la respiration est presque entièrement supprimée et cependant le moribond entend, voit et parle (¹). „

" Chez la grenouille, dans son état ordinaire, la vie peut continuer un certain temps après l'arrêt de la circulation. „ (Cl. Bernard, 1, p. 162.) Il en est de même chez un chien dont la température a été fortement abaissée il présente une sorte de poikilothermie artificielle, suivant l'expression de Claude Bernard; ce qui confirme cette manière de voir, c'est la remarque suivante que j'ai pu faire dans les expériences : la durée de la persistance de la respiration, après l'arrêt du cœur, semble être en rapport direct avec la température atteinte ; ainsi à 14° C. elle peut être de dix à douze minutes ; à 22° C., de deux minutes (²).

La cause de la mort par le froid est donc l'arrêt du cœur, cet arrêt amenant une anémie cérébrale (*Walther*), *anémie se présentant ici avec des caractères particuliers.*

Pour Colin, le cœur constituerait *l'ultimum moriens* ; il n'en est rien ; dans les cas les plus favorables, on observe quelques contractions faibles et espacées après la chute de la pression artérielle à 0, mais ces pulsations, ou plus exactement ces contractions, n'ont aucune influence sur la circulation générale, et d'ailleurs elles cessent toujours avant la respiration,

---

(¹) Cité d'après Cl. Bernard (*Chal. animale*, p. 287)

(²) Sous ce rapport, l'étude du refroidissement chez les nouveau-nés serait très intéressante : les jeunes animaux supportent mieux un froid intense, tout en se refroidissant beaucoup plus vite, se rapprochant en cela des animaux hibernants et des animaux à sang froid.

ou bien on observe dans les ventricules des trémulations irrégulières (contractions vermiculaires de Cyon, délire du cœur).

Tout ceci doit donc faire rejeter toute idée d'asphyxie ; ce qui cependant a contribué également à répandre cette opinion (voir Exposé historique), ce sont les expériences de réchauffement par la respiration artificielle de Walther.

Je ne me serais pas arrêté à la discussion de cette opinion, aujourd'hui que nous savons que la respiration artificielle active est un moyen de refroidir un animal, si je n'avais trouvé cette opinion reproduite dans la *Real-Encyclopaedie*, d'Eulenburg, et le *Traité de physiologie*, de Landois (1889, s. 429).

Walther prend la température dans l'oreille ; c'est dans les parties les plus éloignées du cœur que la diminution de pression fera surtout sentir ses effets, d'où refroidissement rapide ; la respiration artificielle favorise d'une façon mécanique le travail du cœur (Rosenthal) (¹), le sang circule de nouveau dans les parties précédemment plus ou moins exsangues, d'où leur réchauffement (environ 10° C. d'après Walther). En réalité, ce n'est qu'une facilité de plus pour le sang à se refroidir : Horvath a remarqué, en effet, que les animaux chez lesquels on entretient la respiration artificielle atteignent plus rapidement une température plus basse ; au point de vue pratique, il y aurait donc là toute une série d'études intéressantes à faire ; la respiration artificielle d'air chaud et une application plus considérable de la chaleur qu'on ne le fait généralement (évidemment quand il n'y a pas eu de parties congelées) seraient, comme Walther le recommande d'ailleurs, les meilleurs moyens de rappeler l'organisme à la vie en le ramenant à sa température normale.

En résumé donc, le froid n'amène pas d'asphyxie, ne paralysant ni les centres respiratoires, ni les nerfs respiratoires.

(¹) Rappelons également à ce sujet les expériences de Bohm qui prétend que la respiration artificielle et la compression rythmique du cœur seraient suffisantes pour ranimer le cœur ayant cessé de battre même depuis quarante minutes. (Cité d'après LANDOIS, *loc. cit.*, s. 789-790.)

La pulsation cardio-œsophagienne chez l'homme,

PAR

LE DOCTEUR ERNEST SAROLEA.

§ I. — *Historique.*

Dans l'étude générale qu'il a publiée sur les mouvements respiratoires, Rosenthal (¹) note incidemment les petites ondulations que l'on observe sur les lignes d'ascension et de descente des graphiques respiratoires pris chez les Mammifères, au moyen d'une sonde œsophagienne reliée à un tambour à levier de Marey.

La courbe descend à chaque inspiration et monte à chaque expiration ; à cette courbe respiratoire se superposent de petites ondulations à peine marquées. Ces dernières, d'après Rosenthal, “ sont dues aux variations de volume du cœur „.

Kronecker et Meltzer ont fait l'observation suivante, au cours de leurs recherches sur la déglutition (²) : Meltzer introduit chez l'homme, dans l'œsophage, une sonde assez ferme, dont l'ouverture inférieure est fermée par un petit ballon à paroi mince et élastique. Avant de relier à un tambour à levier de

---

(¹) *Hermann's Handbuch der Physiologie*, IV. Bd II. Th. p. 227.

(²) *Der Schluckmechanismus, seine Erregung und seine Hemmung.* Archiv f. Physiol., 1883. Suppl. Festgabe. p. 338.

Marey le bout supérieur de la sonde, on y insuffle de l'air, de façon à dilater le petit ballon. On obtient, en opérant de cette façon, une inscription simultanée des mouvements de déglutition, des mouvements respiratoires et de ceux du cœur ou des gros vaisseaux.

Au cou, les oscillations circulatoires sont peu marquées, souvent pas du tout. Elles sont probablement communiquées par les vaisseaux voisins, la carotide gauche surtout. Dans le thorax, le petit ballon est dilaté, et la plume du tambour à levier descend à chaque inspiration, — et à chaque systole ; le ballon est comprimé à chaque expiration, — et à chaque diastole. Dans l'abdomen, l'inverse se produit. Il y a compression du ballon à l'inspiration et lors de la systole, dilatation à l'expiration et lors de la diastole.

Telle est l'observation de Kronecker et Meltzer. Ils ne l'ont pas poursuivie d'ailleurs ; elle était trop étrangère au sujet de leur travail.

Léon Fredericq (¹), puis Martius (²), ont entrepris d'interpréter les graphiques de pulsations cardiaques obtenus par la sonde œsophagienne. Fredericq opérait sur le chien, Martius expérimentait chez l'homme.

Le premier introduit dans l'œsophage du chien une sonde en gomme munie à son bout inférieur d'une ampoule de caoutchouc, le bout supérieur étant relié à un tambour à levier de Marey. Les tracés de pulsations œsophagiennes obtenus par Léon Fredericq varient suivant l'endroit occupé par l'ampoule de la sonde. Lorsque celle-ci se trouve à l'entrée de la poitrine, la pulsation œsophagienne est relativement simple. Elle représente alors, à peu près, une pulsation artérielle renversée, négative, et l'on y trouve une ondulation négative principale,

---

(¹) *Exploration des battements du cœur par la sonde œsophagienne.* Archives de Biologie, 1886, VII, pp. 230-248.

(²) Charité-Annalen, XII, 1887, p. 248 ; et surtout : *Graphische Untersuchungen über die Herzbewegung.* Zeitschrift für klinische Medicin, 1888, Bd. XIII, pp 1-75, fig. 1-22.

suivie de plusieurs petites ondulations négatives; l'une de celles-ci correspond au dicrotisme artériel.

Léon Fredericq établit l'isochronisme de la pulsation négative principale de l'œsophage avec l'entrée de l'ondée ventriculaire dans l'aorte. En d'autres termes, cette pulsation se produit avant le moment où l'ondée artérielle sort du thorax. Elle n'est donc pas un effet de cette sortie de l'ondée artérielle; elle n'est pas un mouvement " cardio-pneumatique ", correspondant au vide produit dans la poitrine, cavité close, au moment de cette sortie. D'ailleurs, l'ouverture de la poitrine et sa libre communication avec l'extérieur ne font pas disparaître la pulsation œsophagienne.

Cette pulsation disparaît, au contraire, lorsqu'on empêche le cœur, mis à découvert (chien couché sur le dos, à poitrine ouverte), de se soulever au moment de la systole; et, pour Léon Fredericq, elle est l'effet de ce soulèvement, de la traction exercée sur l'œsophage par le mouvement de recul du cœur (recul balistique), au moment où l'ondée sanguine est lancée dans l'aorte.

Si l'on enfonce la sonde dans la poitrine, au delà de la crosse de l'aorte, on voit apparaître au-devant de la pulsation négative principale, une courte pulsation positive, précédée elle-même d'une pulsation négative. Cette dernière correspond à la systole auriculaire; et la pulsation positive, à la projection des valvules auriculo-ventriculaires vers les oreillettes (en partie aussi, au gonflement et au durcissement du myocarde).

Si l'on enfonce la sonde œsophagienne plus loin encore dans la poitrine, la pulsation négative ventriculaire se marque moins, la pulsation négative auriculaire conservant toute son importance.

Plus bas encore, les pulsations cardiaques disparaissent, mais on peut avoir un tracé positif aortique peu marqué, — de même qu'à la limite supérieure du thorax on peut quelquefois obtenir les pulsations positives du tronc brachio-céphalique.

L'attitude de l'animal a de l'influence sur les tracés; si on le couche sur le ventre, la pulsation positive du début de la systole ventriculaire diminue ou disparaît.

La figure suivante, empruntée au mémoire de Léon Fredericq (¹), établit le synchronisme des ondulations œsophagiennes avec les phases systoliques de l'oreillette et du ventricule.

Martius a enregistré chez l'homme, simultanément, les pulsations œsophagiennes au moyen de la sonde, et le choc du cœur au moyen d'un cardiographe.

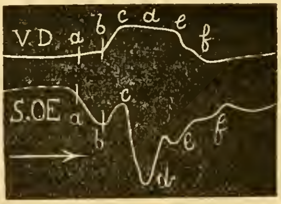


Fig. 1. Tracé cardiographique du ventricule droit VD, pris au moyen de la sonde jugulaire et tracé de la sonde œsophagienne S. OE.

ab, systole de l'oreillette; *bc*, début de la systole ventriculaire; *cde*, plateau systolique; *ef*, diastole ventriculaire; *f*, ondulation de clôture des sigmoïdes artérielles. (Figure 63 du mémoire de Léon Fredericq.)

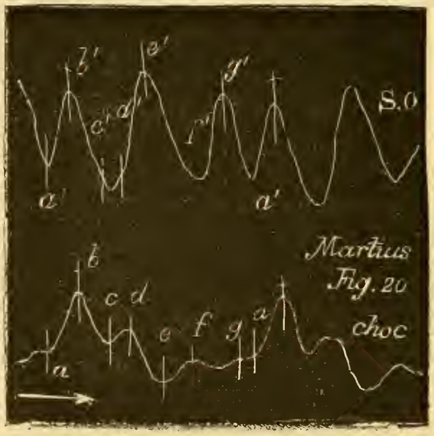


Fig. 2. Reproduction d'une partie de la figure 20 de Martius. S. O. Tracé de la sonde œsophagienne. En dessous, tracé du choc du cœur

ga, systole de l'oreillette ; *a b c d e*, systole ventriculaire. Les repères *aa'*, *bb'*, *cc'*... se correspondent dans les deux tracés.

(¹) *La pulsation du cœur chez le chien*, 1888, p. 93, extrait des *Archives de biologie*.

La figure 2, qui est une copie d'une partie de la figure 20 du travail de Martius, intitulé : *Graphische Untersuchungen über die Herzbewegung*, — nous permettra de résumer les résultats auxquels cet auteur est arrivé.

Chaque pulsation cardiaque correspond à trois ondulations positives b', e', g', et à trois ondulations négatives c', f', a', du tracé de la sonde œsophagienne.

La première ondulation positive a' b' coïncide avec le début de la systole ventriculaire, les valvules sigmoïdes de l'aorte étant encore fermées. Cette ondulation est due à l'augmentation générale de la pression intra-thoracique, qui résulte de l'afflux sanguin veineux vers l'oreillette droite. Dans cette explication, la poitrine est considérée comme une cavité close remplie en grande partie de fluides (sang et air). Tout afflux de liquide vers cette cavité doit avoir pour effet une compression de l'air et une augmentation de pression dans l'œsophage.

L'ondulation négative b' c' correspond à la seconde partie de la systole ventriculaire, pendant laquelle les valvules sigmoïdes de l'aorte s'étant ouvertes, l'ondée sanguine est lancée par le ventricule dans l'aorte et de là au dehors de la poitrine. Cette sortie du sang de la poitrine, considérée comme cavité close, doit, en effet, y faire baisser la pression.

La seconde ondulation positive d' e' correspond à la fois, pour Martius, à la continuation de l'afflux sanguin veineux vers l'oreillette et au reflux (*arterielles Rückstauen* de Landois) du sang qui suit la pulsation artérielle principale. Ce mouvement de reflux est arrêté par les valvules sigmoïdes, s'y réfléchit et s'y transforme en mouvement centrifuge. C'est à ce mouvement centrifuge que correspond la chute de pression traduite par la portion descendante e' f' de la courbe œsophagienne.

Martius admet que ce mouvement de reflux du sang artériel et de réflexion centrifuge se reproduit une deuxième fois : la partie positive f' g' et la partie négative g' a' (qui représentent la troisième paire d'ondulations du tracé œsophagien) correspondraient l'une à ce second reflux et l'autre à ce deuxième mouvement centrifuge.

Nous ne ferons pas la critique détaillée de cette explication de Martius : elle nous paraît purement hypothétique, et elle est en contradiction formelle avec un fait d'expérience facile à vérifier. En effet, si cette explication était exacte, les trois ondulations décrites par Martius devraient disparaître aussitôt que l'on ouvre la poitrine. Cette condition expérimentale n'est pas, il est vrai, réalisable chez l'homme, au moins dans les circonstances ordinaires : il faut donc avoir recours au chien ou à tout autre animal de laboratoire. Or, chez le chien, on l'a vu déjà par l'analyse du travail de Fredericq, les graphiques de pulsations cardiaques œsophagiennes persistent après l'ouverture de la poitrine et continuent à présenter leurs ondulations caractéristiques.

Comme on le voit, les pulsations œsophagiennes n'ont été étudiées que par un nombre très restreint d'expérimentateurs. Les résultats auxquels ils arrivent ne concordent guère et les interprétations qu'ils en donnent concordent moins encore. Nous avons cru intéressant de reprendre cette étude, et de la reprendre chez l'homme, puisque le seul auteur qui ait analysé les pulsations œsophagiennes chez l'homme, en a donné une interprétation évidemment inexacte.

§ II. — *Technique.*

Les sujets sur lesquels nous avons opéré étaient soumis pendant deux à quatre jours à l'influence du bromure de potassium (8-10 grammes par jour, 2 grammes *pro dosi*) avant la première introduction de la sonde œsophagienne ; on continuait le bromure (6-8 grammes *pro die*) tant que duraient les expériences

La gorge du malade était cocaïnisée au pinceau avant chaque introduction de la sonde. Nous avions soin d'opérer quelques heures après les repas. Dans ces conditions, la sonde était, en général, fort bien supportée.

Cette sonde consistait, tantôt en un tube de Faucher, tantôt en un tube moins long et moins large, ouvert, avec œils latéraux à son bout inférieur, ou bien muni d'une ampoule élastique à cette extrémité.

Le tube à ampoule avait 4 $^1/_2$ millimètres de diamètre intérieur ; les parois avaient une épaisseur de 2 $^1/_4$ millimètres. Le tube à œils latéraux avait 4 $^1/_2$ millimètres de diamètre intérieur, 7 millimètres de diamètre extérieur (1).

Ces différents tubes donnaient tous, à un moment donné, de bons graphiques. Ceux-ci étaient pris lors de la suspension de la respiration par le sujet en expérience. Souvent, en faisant faire à ce dernier, avant l'inscription des tracés, quelques rapides et profondes inspirations, nous produisions une apnée artificielle, ce qui permettait au sujet de prolonger plus longtemps encore la suspension des mouvements respiratoires.

Pour établir la concordance des graphiques œsophagiens ainsi obtenus avec les battements du cœur ou des artères, nous nous sommes servi du cardiographe de Marey (explorateur à coquille) ou d'un sphygmographe direct (nouveau modèle de Petzoldt). Les repères étaient pris en arrêtant l'appareil enregistreur de Knoll, de Ludwig ou de Hering dont nous nous servions.

Au bout de quelques jours d'expériences, nos sujets nous paraissaient donner, en général, des graphiques moins bons qu'au début; ce qui nous a amené à changer fréquemment de sujets.

Nos recherches n'ont pas été toujours faciles; qu'on nous permette, à ce propos, de citer le travail de Martius :

“ Nous avons pensé, naturellement, à enregistrer en même temps que le cardiogramme œsophagien (Œsophagus-Herzcurve) le choc de la pointe; mais ici les difficultés pratiques ont été bien plus considérables, comme bien on pense, que lors de l'introduction de la sonde œsophagienne seule.

“ Tout d'abord, il n'est pas facile du tout de trouver un bon sujet d'expérience.

“ Tel patient supporte bien la sonde œsophagienne, mais le choc du cœur ne vaut rien chez lui. Tel autre a un bon choc du cœur, mais ne supporte pas la sonde.

---

(1) Nos tubes étaient en caoutchouc rouge flexible.

“ Supposons un individu pourvu de ce double avantage et de plus suffisamment intelligent et d'assez bonne volonté pour suspendre, à un moment donné, toute inspiration, la glotte étant fermée. Reste encore une notable difficulté à surmonter : disposer les trois plumes.... de façon à obtenir de bons graphiques. „

Martius consacre près de trois pages (¹) à l'énumération de ces difficultés. Il paraît n'avoir trouvé qu'un bon sujet : un patient âgé de 15 ans, accoutumé aux lavages de l'estomac.

On voit que Martius se plaint de ce que la sonde était souvent mal supportée ; grâce à la médication préventive employée par nous (prudemment d'ailleurs), nous sommes parvenu à éliminer presque absolument cet obstacle. Les autres difficultés ne nous ont pas paru moindres qu'à Martius.

§ III. — *Résultats obtenus. Description des tracés cardiographiques pris chez l'homme au moyen de la sonde œsophagienne.*

On se rappelle que Kronecker et Meltzer notent, à chaque révolution du cœur, une pulsation œsophagienne négative systolique (dans le thorax) suivie d'une pulsation positive diastolique ; Martius obtient trois pulsations par révolution cardiaque, et Fredericq des tracés très réguliers aussi, mais plus compliqués encore.

Les nôtres se rapprochent le plus de ces derniers.

Ces graphiques présentent, à première vue, une étonnante diversité suivant les sujets, et chez le même sujet, d'après l'attitude du corps, selon la profondeur à laquelle on introduit la sonde œsophagienne, suivant la phase respiratoire pendant laquelle se fait l'inscription, enfin en raison d'autres facteurs encore inconnus.

(¹) P. 58, 59 et 60 de son mémoire : *Graphische Untersuch.*

Il peut arriver, par exemple, que des graphiques pris chez le même individu à quelques minutes d'intervalle, dans des conditions en apparence identiques de longueur de sonde avalée, d'attitude du sujet et d'état d'expansion des poumons, présentent cependant des différences assez notables.

Les graphiques des figures 3 à 13, classés suivant la profondeur à laquelle la sonde était introduite, donnent une idée de cette diversité.

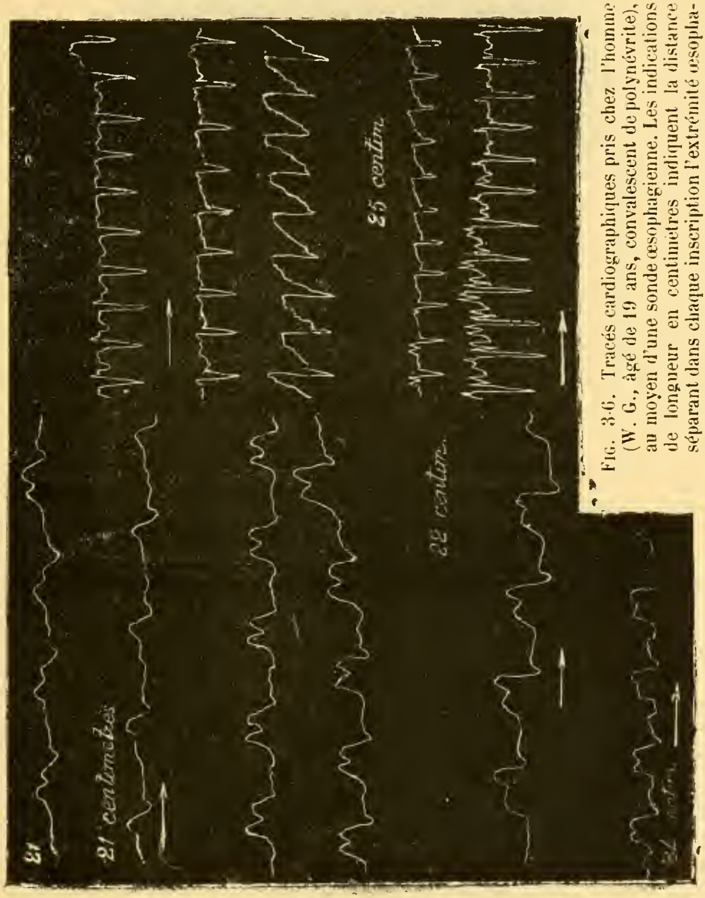


FIG. 3-6. Tracés cardiographiques pris chez l'homme (W. G., âgé de 19 ans, convalescent de polynévrite), au moyen d'une sonde œsophagienne. Les indications de longueur en centimètres indiquent la distance séparant dans chaque inscription l'extrémité œsophagienne de la sonde des incisives du sujet.

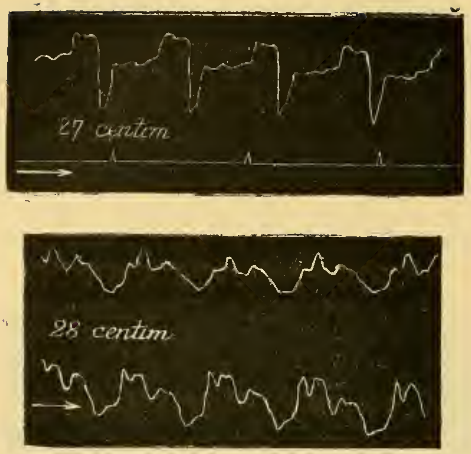


Fig. 7 et 8. Tracés pris chez W. G., assis, au moyen de la sonde œsophagienne (27 et 28 centimètres).

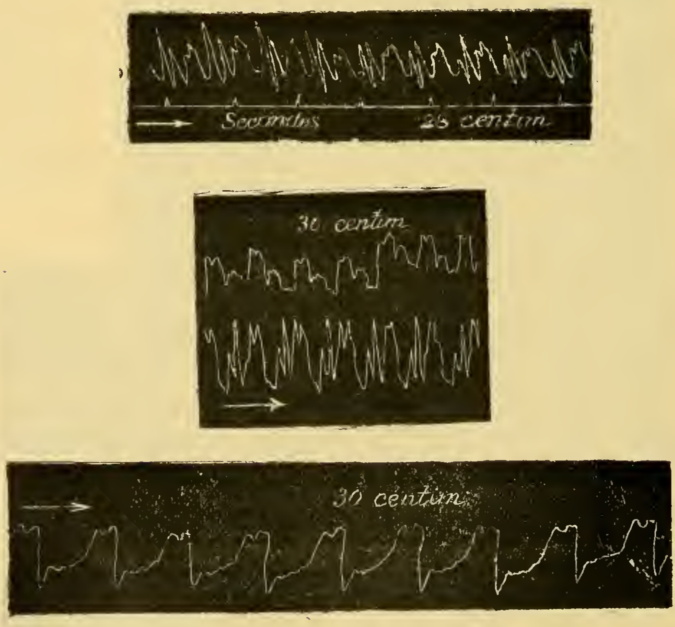


Fig. 9, 10, 11. Tracés cardiographiques pris chez W. G., au moyen de la sonde œsophagienne (28 et 30 centimètres).

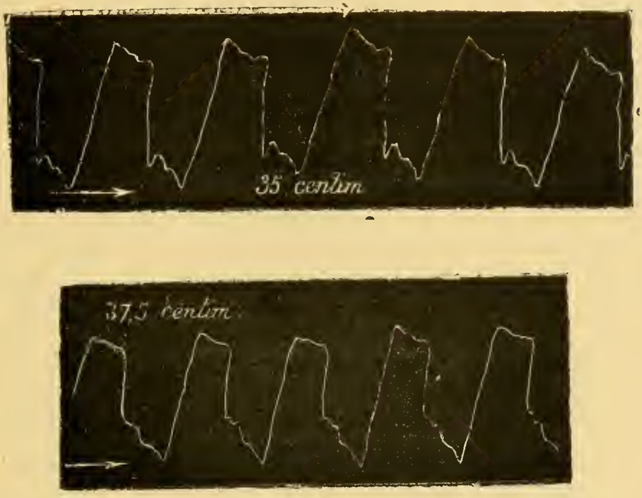


Fig. 12 et 13. Tracé cardiographique pris chez W. G. au moyen de la sonde œsophagienne (35 et 37,5 centimètres).

Une autre particularité que présentent la plupart de ces graphiques, c'est un degré extraordinaire de complication. Beaucoup d'entre eux laissent apercevoir sept, voire même huit ou neuf ondulations positives (fig. 14) alternant avec autant d'ondulations négatives.

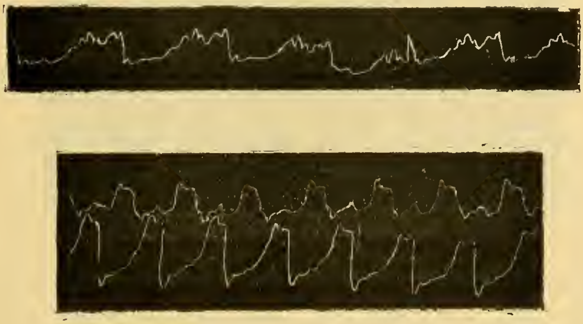


Fig. 14 et 15. Exemples de la complication de certains cardiogrammes œsophagiens.

Nous sommes loin, on le voit, des trois ondulations du tracé considéré comme type par Martius.

Cette diversité et cette complication rendent à première vue fort difficile la tâche consistant à rechercher le type commun à tous ces tracés, et à rapporter les unes aux autres les ondulations des différents tracés. Cette tâche est considérablement facilitée si l'on a soin de prendre en même temps que le tracé œsophagien un tracé du choc du cœur à l'extérieur ou un tracé du pouls radial. On établit ainsi le synchronisme des ondulations du pouls œsophagien avec les ondulations dues à la systole auriculaire et ventriculaire et à la pulsation artérielle, qui est une émanation de cette dernière. Les tracés qui, à première vue, paraissaient totalement différents, se montrent alors composés des mêmes éléments et se laissent rapporter à un type commun.

Un type fréquent et caractéristique est celui où une ondulation négative, plus ou moins étendue, *c'd'* (fig. 16), se produit pendant la plus grande partie de la systole ventriculaire. Cette ondulation négative débute brusquement en *c'*, et atteint en fort peu de temps sa plus grande déclivité (qui constitue le point le

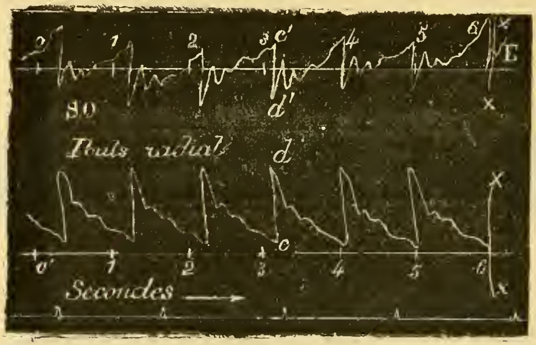


FIG. 16. Tracés simultanés du cardiogramme œsophagien S. O. et du pouls radial (recueillis chez J. H. âgé de 60 ans, hémiplégique sans signes d'affection cardiaque).

cd, pulsation artérielle principale ; *c'd'*, pulsation négative œsophagienne qui lui correspond.

plus bas de toute la courbe); puis le tracé se relève lentement en présentant une série de saccades.

L'ensemble de cette dépression rappelle beaucoup, dans certains cas, un tracé sphygmographique ordinaire renversé.

Le début *c'* de cette pulsation négative retarde de quelques centièmes de seconde sur le début *b* de la systole ventriculaire, mesuré sur le tracé du choc du cœur : il paraît coïncider exactement avec le moment de l'ouverture des valvules sigmoïdes de l'aorte et avec la pénétration dans ce vaisseau de l'ondée sanguine du ventricule.

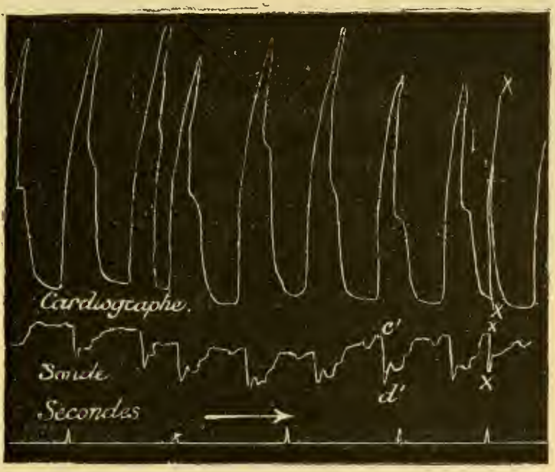


Fig. 17. Tracé du choc du cœur (1re ligne) pris à l'extérieur au moyen du cardiographe de Marey et tracé de la sonde œsophagienne (2de ligne) (J. D., 52 ans, bronchite).

Cette pulsation négative qui débute après le commencement de la systole ventriculaire se prolonge généralement au delà de la fin de cette systole, et se rattache au début de la pulsation principale suivante par une ligne sinueuse présentant une série d'ondulations.

Deux au moins de celles-ci s'inscrivent avant la fin de la systole ventriculaire ; elles correspondent approximativement, comme temps, aux ondulations qui se voient sur le plateau systolique ventriculaire du tracé du choc du cœur.

Parmi les ondulations post-systoliques négatives qui suivent la fin de la systole ventriculaire, il en est une qui paraît coïncider avec la dépression du tracé du choc du cœur correspondant à ce

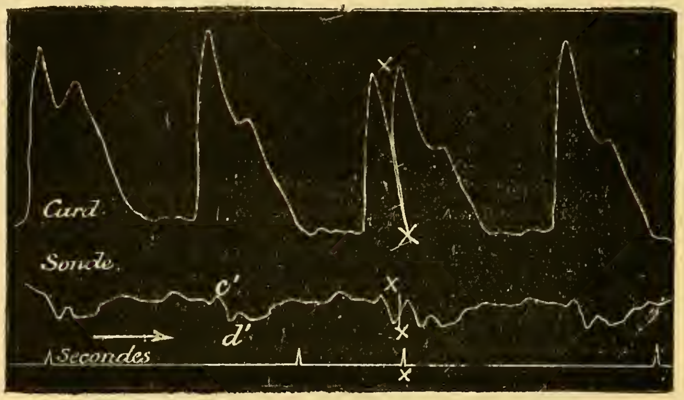

Card.
Sonde.
c'
d'
Secondes
×

Fig. 18. Cardiogramme externe (explorateur à coquille de Marey) et cardiogramme œsophagien (J. D., 52 ans).

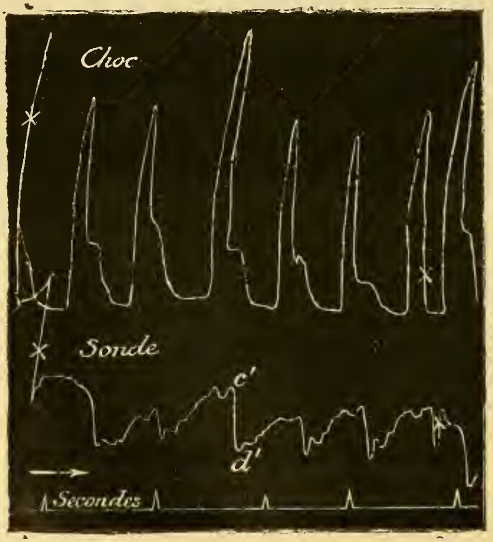

Choc
Sonde
c'
d'
Secondes
×

Fig. 19. Cardiogramme externe et cardiogramme œsophagien (J. D., 52 ans).

que Marey a appelé le vide post-systolique; les autres coïncident avec les ondulations du tracé sphygmographique qui suivent l'ondulation dicrote. Leur nombre ne paraît pas constant.

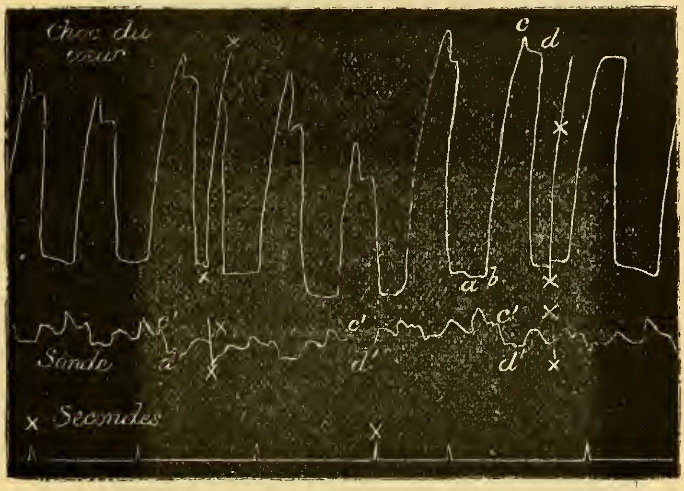


Fig. 20. Cardiogramme externe et cardiogramme œsophagien.

ab, systole auriculaire; *bc*, début de la systole ventriculaire; *cd*, systole ventriculaire et temps de la pénétration du sang dans l'aorte; *c' d'*, pulsation négative œsophagienne correspondant à la pulsation positive artérielle.

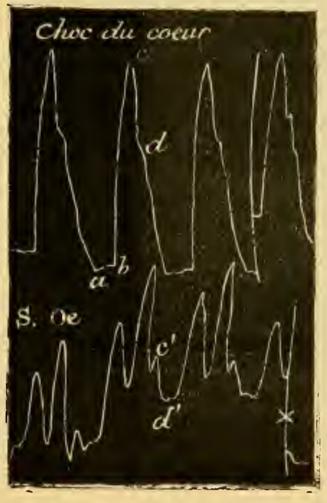


Fig. 21. Cardiogramme externe et cardiogramme œsophagien.

ab, systole auriculaire; *bc*, début de la systole ventriculaire; *cd*, temps de la pénétration du sang dans l'aorte.

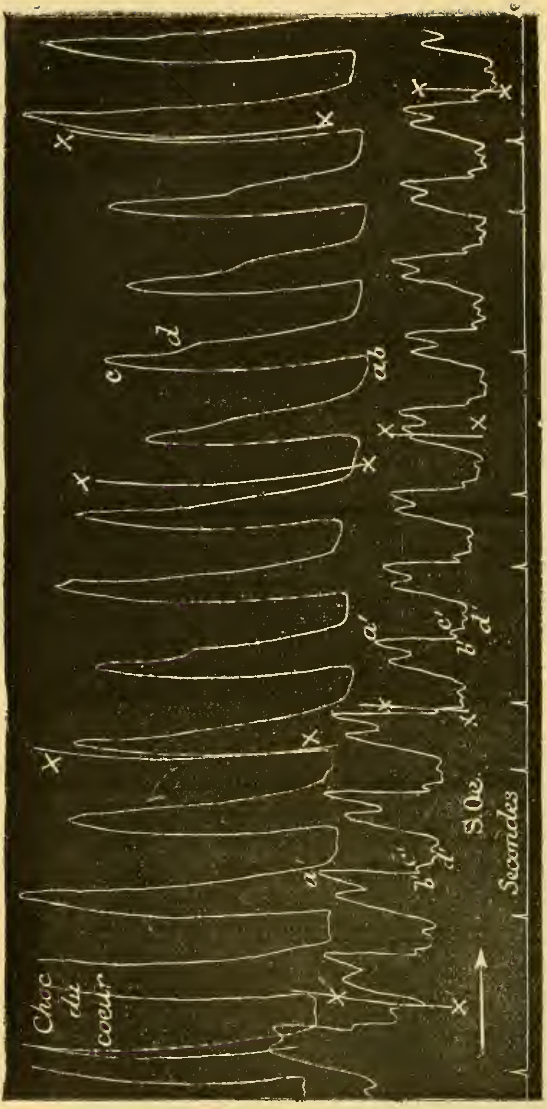

Choc du cœur
S Oe.
Secondes
a
b
c
d
ab
a'
b'
c'
d'
×

Fig. 22. Cardiogramme extérieur et cardiogramme œsophagien. *ab*, systole de l'oreillette; *bc*, début de la systole ventriculaire.

Leur nombre dépend d'ailleurs nécessairement de la fréquence des battements du cœur, absolument comme le nombre des ondulations élastiques du tracé sphygmographique. Pour qu'elles puissent se produire, il faut évidemment que ces battements successifs du cœur soient séparés par des pauses, par des périodes de repos d'une certaine durée.

Si les pulsations cardiaques sont très rapides, ces pauses tendent à disparaître et le tracé sphygmographique lui-même ne montre plus d'ondulations élastiques. L'ondulation principale d'une pulsation artérielle succède dans ce cas immédiatement à l'ondulation dicrote de la pulsation artérielle précédente, sans que les ondulations élastiques qui pourraient suivre aient le temps de se produire.

Si nous étudions la portion du graphique qui précède immédiatement la large ondulation systolique principale dont nous venons de parler (ondulation qui est d'ailleurs plus ou moins étendue), nous constatons de nouveau une remarquable conformité des tracés en apparence les plus dissemblables.

On observe, en effet, en général, une saillie $b'c'$ plus ou moins forte de la courbe, immédiatement au-devant de l'ondulation négative cd.

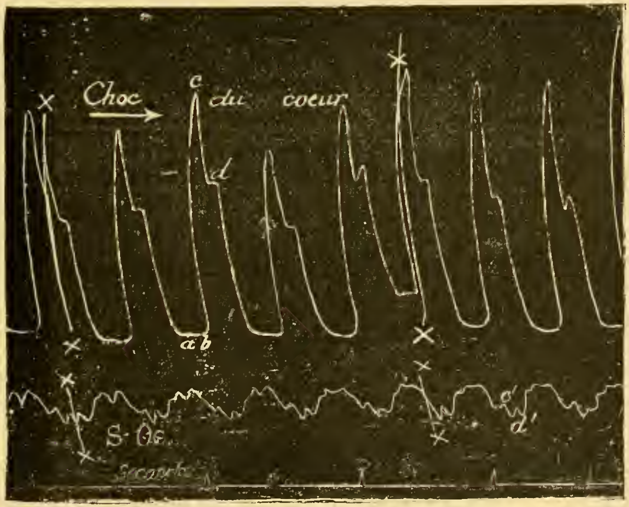


Fig. 23. Cardiogramme extérieur et cardiogramme œsophagien.

L'ondulation positive dont nous venons de parler coïncide avec le début *bc* de la systole ventriculaire (voir, par exemple, la figure 22 ou toute autre figure).

Enfin, au-devant de l'ondulation positive *b'c'*, nous avons une ondulation négative *a'b'* (figure 22, par exemple), dont le début coïncide avec celui de la systole auriculaire.

Comme on a pu le voir par les tracés qui précèdent, et comme on le voit encore dans ceux que nous faisons suivre, il existe une grande variété de formes dans les tracés de pulsations œsophagiennes. Chacune de ces formes se caractérise par l'importance relative plus ou moins grande de telle ou telle ondulation.

Dans l'appréciation de ces graphiques, il convient de considérer plutôt le sens des ondulations, positives ou négatives, que leur amplitude, et de noter surtout l'exacte coïncidence des diverses ondulations œsophagiennes avec les phases variées de la pulsation cardiaque, inscrite au moyen du cardiographe appliqué au niveau de la pointe du cœur.

Ainsi, dans le graphique de la figure 24 et dans la figure 22 (voir ci-dessus), par exemple, l'ondulation négative *a' b'*, qui paraît coïncider avec la systole auriculaire, est très forte; les ondulations suivantes, l'une positive (coïncidant avec le début de la systole ventriculaire), l'autre négative (pendant le reste de la systole ventriculaire), ont une bien moindre amplitude.

Presque toujours aussi, cette dernière ondulation négative ventriculaire atteint la plus forte déclivité de la courbe œsophagienne. Quand il n'en est point ainsi, cela peut tenir à une circonstance accidentelle : le sujet en expérience a pu faire un mouvement qui fasse descendre la plume inscrivant le cardiogramme œsophagien; ou bien celui-ci présentant des ondulations dont quelques-unes sont extraordinairement étendues, la plume tombant de haut peut, en vertu de sa vitesse acquise, descendre plus bas, à un moment donné, qu'elle ne le ferait si elle suivait exactement les variations de pression de l'air contenu dans l'œsophage.

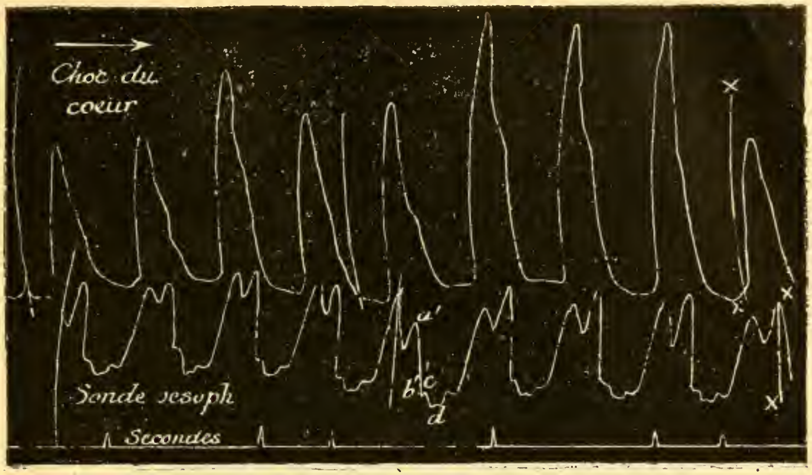


FIG. 24 Cardiogramme extérieur et cardiogramme œsophagien.

§ IV. — *Interprétation des graphiques qui précèdent.*

Il nous reste à interpréter les détails divers des courbes que nous avons obtenues, à déterminer les causes des ondulations positives et négatives se succédant, à chaque révolution du cœur, sur nos graphiques cardio-œsophagiens.

Commençons par la pulsation négative *a' b'* correspondant à la pulsation positive du cardiogramme due à la systole auriculaire.

On sait le rapport intime de contiguïté existant entre la paroi antérieure de l'œsophage et la paroi postérieure de l'oreillette gauche. Celle-ci, lors de la systole auriculaire, exerce sur la paroi antérieure de l'œsophage une traction qui tend à le dilater. A la contraction de l'oreillette correspond donc une dilatation de l'œsophage, et la pression baisse dans celui-ci alors qu'elle monte dans l'oreillette.

L'ondulation positive *b' c'* du cardiogramme œsophagien coïncide avec le début *bc* de la systole ventriculaire. On sait qu'à ce moment, les valvules auriculo-ventriculaires se ferment

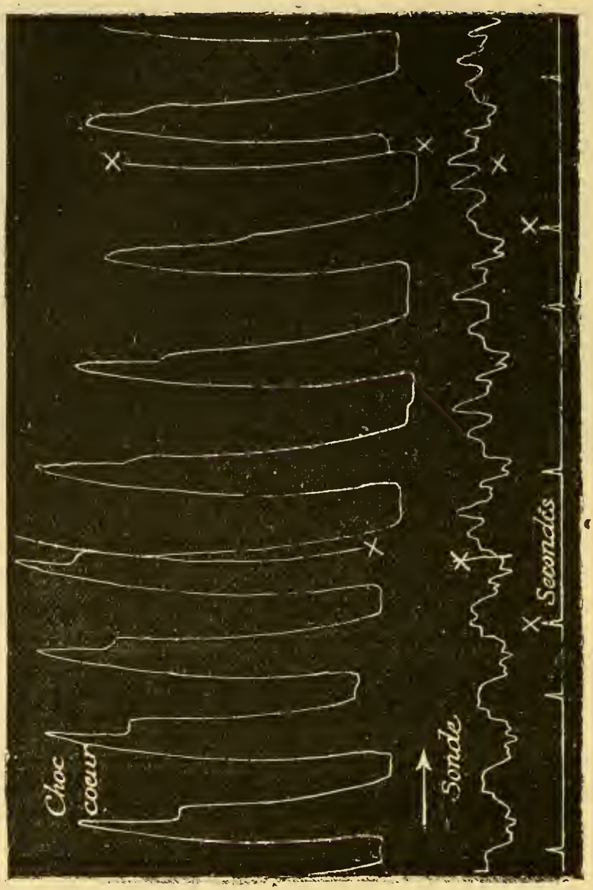


Fig. 23. Cardiogramme extérieur et cardiogramme œsophagien (J. D , 52 ans).

brusquement : si l'on pratique, chez le chien, une boutonnière à l'auricule et si l'on introduit le doigt par l'oreillette jusque dans l'orifice auriculo-ventriculaire, on peut sentir ce choc à la palpation. De la projection de ces valvules, résulte une augmentation de pression dans l'oreillette, augmentation de pression que montrent les tracés de pression intra-auriculaires publiés par Chauveau et Marey (*Appareils et expériences cardiographiques*, fig. 8, p. 35. Extrait des *Mémoires de l'Académie impériale de médecine*, 1863, t. XXVI, pp. 268 à 319) et plus récemment par Fredericq (*La pulsation du cœur chez le chien*, fig. 55).

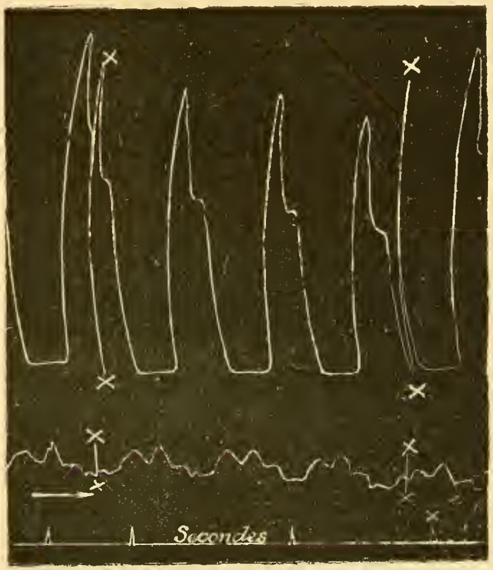


Fig. 26. Cardiogramme extérieur et cardiogramme œsophagien.

Le choc de fermeture des valvules auriculo-ventriculaires se transmet, à travers le sang contenu dans l'oreillette, à la paroi postérieure en contiguïté avec l'œsophage, et par conséquent à la cavité œsophagienne. De là, dans cette cavité, une augmentation de pression ; de là, une ondulation positive sur les cardiogrammes œsophagiens.

La pulsation négative principale la plus déclive, *c' d'* (voir les graphiques qui précèdent), coïncidant avec le sommet du tracé du choc du cœur, est interprétée de façon diverse par Fredericq et Martius.

Comme nous l'avons vu, Martius propose une explication empruntée à Mosso, Ceradini et Landois. Pour ces auteurs, au moment où l'ondée artérielle sort de la poitrine, il se produit un vide dans celle-ci ; et la chute de la plume, observée sur les cardiogrammes œsophagiens, en cet instant, résulterait de ce mouvement cardio-pneumatique.

D'après Fredericq, la pulsation négative *c' d'* œsophagienne se produit au moment où l'ondée ventriculaire pénètre dans l'aorte, avant la sortie de l'ondée artérielle au dehors du thorax. De plus, chez le chien, la poitrine étant largement ouverte, cette ondulation négative œsophagienne n'en persiste pas moins avec ses caractères essentiels.

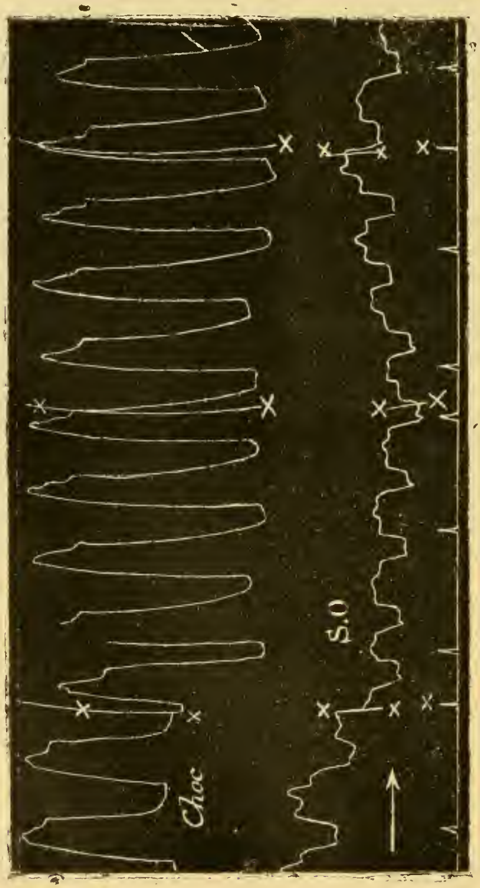


Fig. 27. Cardiogramme extérieur (choc) et cardiogramme œsophagien (S. O).

Ces objections à la théorie de Martius nous paraissent décisives.

Nous admettons avec Fredericq et d'autres auteurs, qu'au moment où l'ondée ventriculaire pénètre dans l'aorte, le cœur subit un mouvement de recul balistique, tendant à attirer la base du cœur dans la direction de la pointe.

De cette locomotion de la base du cœur, résulte une traction sur la paroi antérieure de l'œsophage, une dilatation de la cavité œsophagienne et une chute de pression dans cette dernière. De là, l'ondulation négative *c′d′* des cardiogrammes œsophagiens.

On peut produire artificiellement cette ondulation sur le cadavre, en exerçant une traction sur le cœur dans la direction du sternum ; et l'on peut, chez le chien vivant, empêcher cette ondulation de se produire en appliquant la main sur le cœur découvert, de façon à en empêcher le soulèvement lors de la systole ventriculaire.

Les ondulations simples, doubles ou triples du graphique œsophagien, négatives, correspondant aux petites pulsations positives observées, à partir du sommet, sur le plateau systolique du cardiogramme externe, ne nous arrêteront pas.

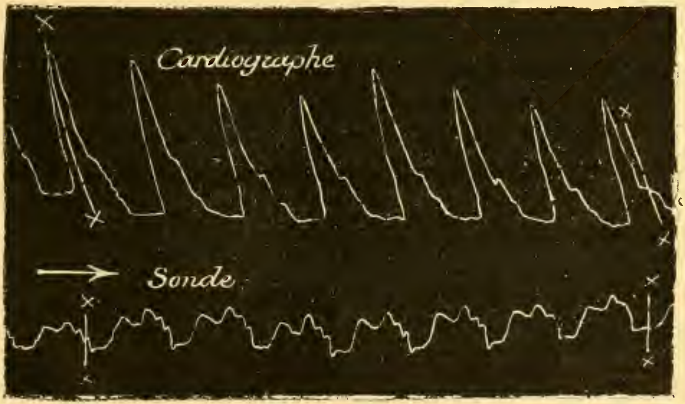


Fig. 28. Cardiogramme extérieur et cardiogramme œsophagien.

Enfin, il est une pulsation négative dans le tracé œsophagien, qui coïncide avec l'ondulation négative post-systolique du cardiogramme extérieur.

Pour nous, cette ondulation négative œsophagienne résulte de la transmission du vide post-systolique de Marey à travers les parois flasques interposées entre la cavité du cœur et celle de l'œsophage.

Conclusions.

A chaque pulsation cardiaque, la portion thoracique de l'œsophage, chez l'homme, est le siège d'une série typique de dilatations et de compressions donnant naissance à de vraies pulsations, que la sonde œsophagienne reliée à un tambour à levier peut traduire en graphiques.

Ceux-ci sont d'ordinaire notablement plus compliqués que les tracés recueillis par Martius au moyen des mêmes procédés.

L'interprétation de ces ondulations, donnée par ce dernier, ne saurait être admise.

La nôtre ne diffère que sur des points secondaires (ondulation post-systolique œsophagienne correspondant au vide post-systolique de Marey) de celle que Fredericq donne des graphiques œsophagiens pris chez le chien.

Recherches sur la Circulation et la Respiration.

La pulsation du cœur chez le chien (*suite* (¹))

PAR

LÉON FREDERICQ

CHAPITRE IV.

SUR LE POULS VEINEUX PHYSIOLOGIQUE.

BIBLIOGRAPHIE.

WEDEMEYER. *Untersuchungen über den Kreislauf des Blutes*, etc. Hannover, 1828.

WEYRICH. *De cordis aspiratione experimenta.* Dorpati, 1853.

N. FRIEDREICH. *Ueber den Venenpuls.* Deutsches Archiv für klinische Medicin. I, 1865, p. 241.

POTAIN. *Recherches sur les mouvements et les bruits qui se passent dans les veines jugulaires.* Mémoires de la Société médicale des hôpitaux, 1868, t. IV. (Cité d'après Marey et François Franck.)

MOSSO. *Sul polso negativo.* Arch. p. l. Scienze Mediche, t. II, fasc. Torino, 1878. — *Die Diagnostik des Pulses.* Leipzig, 1879. (Cité d'après Riegel, Gottwalt, Fr. Franck.)

(¹) Voir *Archives de Biologie*, t. VIII, p. 497.

MAREY. *La circulation du sang à l'état physiologique et dans les maladies*, 1881, p. 419, fig. 217.

FRANZ RIEGEL. *Aus der medicinischen Klinik in Giessen. Ueber den normalen und pathologischen Venenpuls.* Deutsches Archiv für klinische Medicin, XXXI, 1882 p. 1. — *Experimentelle Untersuchungen über den normalen Venenpuls und über das Verhalten des Venensystems bei Pericardialergüssen. Aus dem Laboratorium der med. Klinik in Giessen.* Deutsches Archiv für klinische Medicin, XXXI, 1882, p. 470.

EDUARD GOTTWALT. *Der normale Venenpuls* (*Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg*). Archiv für die gesammte Physiologie, XXV, 1881, p. 1.

FRANÇOIS FRANCK. *Mouvements des veines du cou en rapport avec l'action de la respiration et du cœur. Étude critique et expérimentale.* Extrait de la Gazette hebdomadaire de médecine et de chirurgie, mars-avril 1882. — *Nouvelles recherches sur un cas d'ectopie cardiaque* (*ectocardie*) *pour servir à l'étude du pouls jugulaire normal et d'une variété de bruit de galop.* Archives de physiologie, I, p. 70, 1889.

§ I. — *Historique.*

Il faut distinguer soigneusement le pouls veineux véritable, dépendant directement de la pulsation du cœur droit, du pouls veineux que l'on pourrait appeler accidentel et qui résulte de la propagation des pulsations artérielles.

Dans l'expérience de l'électrisation de la corde du tympan, les vaisseaux artériels et capillaires de la glande sous-maxillaire se dilatent suffisamment pour que les pulsations artérielles se propagent jusque dans les veines. Les jugulaires peuvent présenter des battements de même nature à la suite de la section du cordon cervical du grand sympathique.

Une deuxième espèce de pouls veineux accidentel nous est offerte par les veines situées dans le voisinage immédiat d'artères volumineuses. L'ébranlement pulsatil de la veine est négatif dans ce cas, c'est-à-dire inverse de celui de l'artère : la veine est déprimée au moment où l'artère présente le maximum de l'expansion.

Enfin une troisième variété de pouls veineux accidentel par communication des pulsations artérielles, se rencontre dans les veines qui sortent de cavités closes, présentant des parois résistantes et inextensibles, comme c'est le cas pour les veines du globe de l'œil et pour celles qui sortent de la cavité crânienne. L'ondée sanguine artérielle ne peut pénétrer dans une cavité à parois rigides et remplie de tissus et de liquides incompressibles, qu'en poussant en dehors de la cavité, par les veines émergentes, une ondée veineuse équivalente.

C'est sans doute par un mécanisme analogue qu'il faut expliquer les pulsations des veines de l'avant-bras et du pli du coude, qui ont été fréquemment signalées au cours de la saignée. La ligature que l'on place au-dessus du pli du coude a pour effet d'accumuler le sang dans l'avant-bras. Le membre gonfle, ce qui produit une forte tension de la peau. Les téguments jouent alors, vis-à-vis des tissus sous-jacents, le rôle de la capsule inextensible, qui n'admet le sang artériel dans son intérieur que pour autant que les veines dégorgent une ondée sanguine équivalente.

Le phénomène auquel il convient de réserver le nom de pouls veineux normal et dont je vais aborder l'étude, est d'une autre nature. Il est sous la dépendance immédiate des pulsations du cœur droit et a surtout été observé sur la jugulaire externe.

Wedemeyer (1828) signala le premier l'existence du pouls jugulaire normal chez l'animal sain. Il répéta sur le cheval l'expérience déjà exécutée par Barry, et qui consiste à mettre l'intérieur de la jugulaire en rapport avec un long tube de verre, plongeant dans un vase rempli d'eau colorée. Il vit, à chaque pulsation cardiaque, le liquide monter par aspiration, dans le tube, à une hauteur d'un ou de plusieurs pouces.

Weyrich (1853) observa le pouls veineux de la veine cave, mais en contesta l'extension aux jugulaires.

Bamberger (1856), Geigel et plusieurs autres cliniciens n'admirent, sous le nom de pouls veineux, que le phénomène pathologique du soulèvement de la jugulaire coïncidant avec la systole ventriculaire (et non avec la systole auriculaire). On ne l'observerait que dans les cas d'insuffisance tricuspide, et il serait provoqué par un véritable mouvement de reflux du sang veineux à travers les valvules auriculo-ventriculaires.

Au contraire, Friedreich (1865), Potain (1868), Mosso (1878), Riegel (1881), François Franck (1882), démontrèrent chez l'homme l'existence constante, ou tout au moins fréquente, du pouls veineux jugulaire, en dehors de toute lésion cardiaque ou vasculaire. Marey (1881), Riegel (1881), Gottwalt (1881) et François Franck (1882) étudièrent le pouls veineux chez le chien et le lapin. Nous allons passer en revue ces différents travaux.

Le pouls veineux observé par Friedreich présente une ligne d'ascension graduelle dicrote (pouls anadicrote), à laquelle fait suite une brusque descente simple (pouls catamonocrote), comme le montre la figure 1.

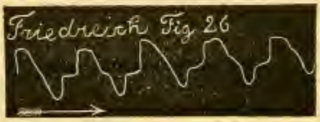


Fig. 1. Pouls de la jugulaire, recueilli sur une femme de 38 ans. (Fig. 26 du mémoire de Friedreich.)

L'ondulation positive dicrote de la ligne d'ascension correspond, d'après Friedreich, à la systole de l'oreillette. L'ondulation suivante, qui coïncide avec le début de la systole ventriculaire, ne devrait pas son origine à une action directe de cette systole: Friedreich est tenté de l'attribuer à la pulsation artérielle de l'aorte ascendante, qui ébranlerait à son passage la veine cave située dans son voisinage immédiat. De la veine cave, l'ébranlement se propagerait aux jugulaires.

Potain, étudiant dans les hôpitaux le pouls veineux normal, inscrivit simultanément les pulsations veineuses, celles du cœur et celles des artères. Il vit qu'au moment de la systole de l'oreillette, un grand soulèvement se produit dans le pouls des jugulaires, et qu'à ce soulèvement succède un affaissement correspondant à la diastole de l'oreillette dans laquelle les veines se vident brusquement. Plus tard arrive un second affaissement que Potain attribue à la diastole du ventricule, dans lequel les oreillettes et les veines se vident de proche en proche.

Les expériences de Marey, faites sur les animaux, confirmèrent cette manière de voir, du moins en ce qui concerne le premier soulèvement veineux, auquel fait suite un affaissement profond. La figure 217 de Marey est obtenue sur un chien dont on explore la pression latérale dans la jugulaire, à la base du cou, en même temps que la pulsation du ventricule droit.

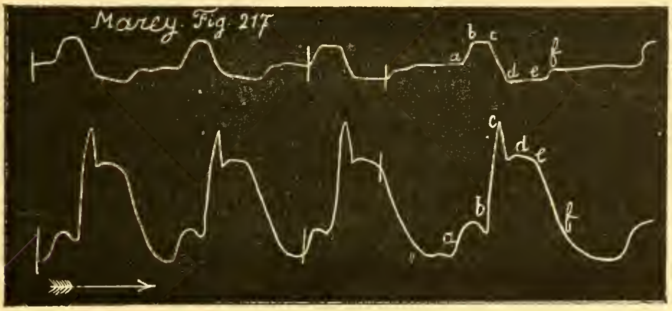


Fig. 2. Pouls de la jugulaire (ligne supérieure) et pulsation du ventricule droit (ligne inférieure), recueillis sur le chien. (Reproduction de la fig. 217, p. 419 de la *Circulation du sang* de Marey. Les lettres *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, ont été ajoutées.)

“ Cette figure, dit Marey, montre une parfaite coïncidence du principal soulèvement veineux avec la systole de l'oreillette (*ab*), tandis que l'affaissement veineux coïncidant avec la systole ventriculaire ne peut s'expliquer que par la diastole de l'oreillette. „ (*Circulation du sang*, 1881, p. 420.)

Mosso avait été principalement frappé de ce fait, que le phénomène le plus saillant de la pulsation de la jugulaire est un brusque affaissement du vaisseau correspondant à la systole ventriculaire. Le pouls négatif de la jugulaire coïncide avec le pouls positif de la carotide ; il est dû uniquement, pour Mosso, à l'augmentation du vide thoracique qui accompagne la déplétion du ventricule gauche. Le sang veineux doit, en effet, être aspiré avec plus de force dans la cavité close de la poitrine, au moment où le départ de l'ondée sanguine artérielle y crée un vide relatif. Mosso attribue donc le pouls négatif de la jugulaire à la même cause qui produit le mouvement dit cardio-pneumatique.

Comme nous allons le voir à l'instant, les recherches de Riegel, de Gottwalt, de François Franck, ont démontré l'inexactitude de cette explication exclusive. En effet, le pouls veineux se montre encore après l'ouverture de la poitrine qui supprime le vide thoracique, et toute variation de ce vide. En outre, le phénomène est plus complexe que ne le croyait Mosso. A chaque systole cardiaque, on observe plusieurs soulèvements et affaissements successifs de la jugulaire.

Riegel observa le pouls veineux chez de nombreuses personnes ne présentant aucune affection cardiaque. Il s'attacha à établir la coïncidence exacte des différents détails de ce pouls avec les phases de la pulsation cardiaque, en inscrivant simultanément le pouls de la carotide d'un côté et celui de la jugulaire de l'autre côté. Il répéta ces expériences d'inscription sur des chiens curarisés.

La description générale qu'il donne du pouls veineux se rapproche de celle de Friedreich, et peut également s'appliquer à la figure de Marey reproduite plus haut.

Comme on le voit dans les figures suivantes, empruntées aux deux mémoires de Riegel, le tracé veineux est anadicrote, c'est-à-dire présentant une ondulation dicrote dans sa ligne d'ascension et catamonocrote, c'est-à-dire à ligne de descente simple.

La ligne de descente *cd* correspond, pour Riegel, à la systole ventriculaire; la ligne ascendante *abc* correspond, dans sa seconde moitié *bc*, à la systole auriculaire. Nous avons vu que Friedreich considérait, au contraire, la saillie *ab* comme représentant la systole auriculaire.

Gottwalt obtint chez le chien et le lapin, au moyen d'un explorateur veineux construit par Ewald, des tracés du pouls jugulaire notablement différents de ceux de Riegel, de Marey et de Friedreich. A chaque battement du cœur correspond, pour

Gottwalt, une pulsation veineuse positive forte, B, à laquelle fait suite une série de trois petites pulsations positives, D, F, H, comme le montre le schéma fig. 5 qui reproduit la figure V du travail de Gottwalt.

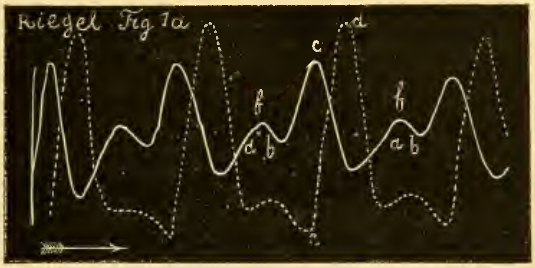


Fig. 3. Pouls veineux (ligne pleine) et pouls carotidien (ligne pointillée), recueillis chez l'homme. (Fig. 1*a*, p. 33 du mémoire de Riegel.)

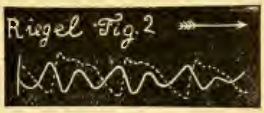


Fig. 4. Pouls veineux (ligne pleine) et pouls carotidien (ligne pointillée), recueillis chez le chien curarisé. (Fig. 2, p. 274 du mémoire de Riegel.)

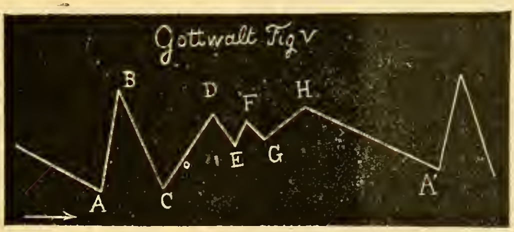


Fig. 5. Schéma du pouls veineux chez le chien (d'après Gottwalt, fig. V).

Gottwalt admet que la pulsation ABC correspond à la systole de l'oreillette, la portion BCD à la systole du ventricule, et la portion DFHA' à la pause cardiaque. Cette coïncidence admise par Gottwalt est purement hypothétique, et est basée uniquement sur le fait que Gottwalt entend le second bruit du cœur au moment de l'inscription du point D de la courbe. Or, on sait à combien d'erreurs on est exposé, lorsqu'on cherche à établir la coïncidence entre les moments où se produisent les bruits du cœur, et ceux où s'inscrivent les différentes inflexions des tracés cardiographiques. Chaque expérimentateur arrive à un résultat personnel différent. Gottwalt aurait dû enregistrer, simultanément avec le pouls veineux, soit le tracé du cœur, soit celui de l'artère.

La coïncidence admise par Gottwalt entre les inflexions de ses tracés veineux et les phases d'une révolution cardiaque, manque de base expérimentale. Aussi ne le suivrai-je pas dans les hypothèses qu'il émet pour expliquer les quatre ondulations B, D, F, H.

François Franck a étudié le pouls veineux chez l'homme et a eu fréquemment recours aux expériences sur les animaux, pour contrôler et vérifier l'interprétation qu'il propose. Je reproduis ici le schéma qu'il a donné des rapports du pouls jugulaire normal avec les différents actes d'une révolution cardiaque. François Franck admet dans le graphique de la pulsation jugulaire, les détails suivants :

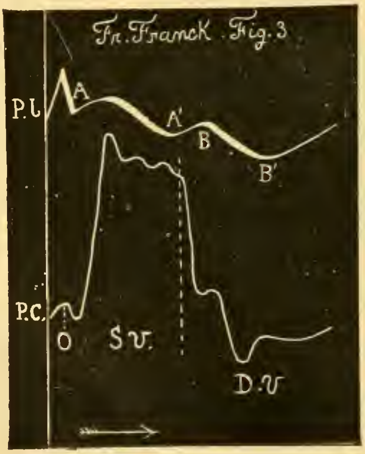


Fig. 6. Schéma des rapports du pouls jugulaire normal (P. J.) avec les différents actes d'une révolution cardiaque complète. — En même temps que la systole de l'oreillette O, un premier soulèvement se produit. Le premier affaissement commence avec la diastole de l'oreillette et dure de A en A', sauf une légère interruption. Un second soulèvement A' survient à la fin de la systole ventriculaire S. V. et est suivi d'un second affaissement BB', en rapport avec le début de la diastole ventriculaire D. v. (D'après Fr. Franck, fig. 3.)

1º Le pouls veineux jugulaire normal présente un soulèvement et un affaissement brusques au début de la courbe totale; ces deux accidents initiaux sont en rapport avec la systole et la diastole de l'oreillette droite. Pendant la systole de l'oreillette, le sang contenu dans cette cavité est projeté dans le ventricule d'une part, et produit, d'autre part, un léger reflux dans les gros troncs veineux situés dans le voisinage immédiat de l'oreillette. Ce reflux ne se propage pas dans les veines jugulaires, mais il suffit à y arrêter ou tout au moins à y ralentir brusquement le cours du sang, d'où le soulèvement des parois de la veine.

2º A la suite de ce premier soulèvement, les jugulaires présentent un affaissement brusque (A); c'est le pouls négatif qui coïncide avec la diastole auriculaire (Weyrich, Potain). Les parois de l'oreillette, après s'être resserrées et avoir expulsé la plus grande partie du sang de la cavité auriculaire, se relâchent brusquement et permettent ainsi l'afflux rapide d'une nouvelle quantité de sang; ce liquide, maintenu aux abords de l'oreillette pendant la systole auriculaire précédente, s'étant accumulé dans les réservoirs veineux voisins où il a acquis une certaine pression, ne peut, en effet, que se précipiter dans la cavité à parois flasques qui s'ouvre devant lui. L'affaissement des veines du cou résulte donc de la rapidité avec laquelle tout le système se décharge dans l'oreillette, une dépression se trouvant créée par le fait du déversement brusque du sang dans l'oreillette.

3º La systole ventriculaire qui survient immédiatement après celle de l'oreillette, a pour effet de lancer hors de la poitrine une ondée artérielle d'un volume notable, d'où augmentation de l'aspiration thoracique (tant que la poitrine est close). Ceci nous explique l'affaissement progressif des jugulaires qui se montre pendant toute la durée de la systole (de A en A').

4º Au début de la contraction du ventricule, il y a cependant un soulèvement peu marqué de la veine. Il correspond sans doute à l'ébranlement dû à la fermeture des valvules atrio-ventriculaires droites.

5º Un troisième soulèvement survient à la fin de la systole ventriculaire. François Franck l'attribue à l'ébranlement provenant du déplacement brusque de la base du cœur (qui s'affaisse et retombe pour ainsi dire par son poids [?]), et en partie aussi de la clôture des valvules sigmoïdes.

6° Immédiatement après ce petit soulèvement, se produit une nouvelle dépression du tracé veineux, coïncidant avec le relâchement du ventricule droit, et la chute brusque dans ce ventricule du sang qui s'est accumulé dans les voies afférentes pendant les périodes précédentes (flot de l'oreillette de Chauveau et Marey), de B en B'.

7° Cette deuxième dépression des veines du cou ne dure qu'un temps assez court, du reste, ce qui s'explique aisément par le fait de la réplétion croissante de tout le système : pendant la diastole ventriculaire, en effet, le sang veineux continue à affluer vers le cœur; mais il trouve de moins en moins à se loger dans les cavités ventriculaire, auriculaire et veineuse. La réplétion graduelle de ces organes s'accuse sur les jugulaires par le soulèvement progressif, qui marque la fin de la pulsation veineuse du cou.

Tout s'enchaîne avec une logique admirable dans cette description du tracé veineux et dans l'interprétation des détails de ce tracé. Malheureusement les tracés et les expériences de François Franck ne correspondent pas entièrement au schéma. Je reproduis ici, à titre d'exemple, la figure 7.

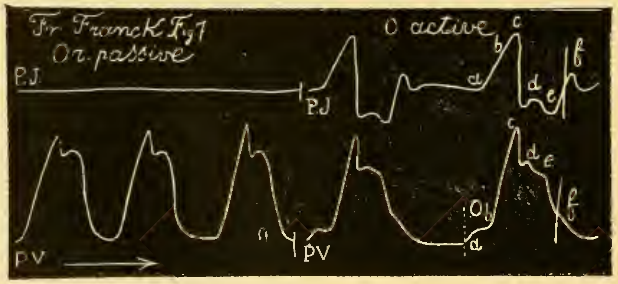


FIG. 7, reproduisant la figure 7 de Fr. Franck, sauf les lettres *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, qui ont été ajoutées.

L'oreillette étant passivement distendue (inertie passagère à la suite d'une compression exercée à sa base), le pouls jugulaire P. J. est nul. Quand l'oreillette reprend ses battements, le pouls jugulaire reparaît : on retrouve dans les courbes de pulsations ventriculaires P. V., la trace des systoles auriculaires *o* qui faisait défaut dans la période précédente.

Il est facile de constater sur la partie droite de la figure, en utilisant les repères des deux tracés, que le début *c* de la pulsation négative (A du schéma fig. 6) de la veine coïncide, non avec le relâchement auriculaire, comme le veut la théorie de François Franck, mais tombe en pleine systole ventriculaire, alors que les oreillettes sont relâchées depuis plusieurs centièmes de seconde et que les ventricules ont déjà atteint leur maximum de pression.

La partie gauche de la figure nous montre la suppression de tous les détails du pouls veineux dès que l'on provoque l'inertie des oreillettes, les ventricules continuant à battre. Or, d'après la théorie de François Franck, nous aurions dû nous attendre ici à la suppression pure et simple de la pulsation veineuse (A du schéma), due à la systole de l'oreillette ; les dépressions et les deux saillies qui dépendent des pulsations du ventricule devraient continuer à se produire. Si le tracé gauche de la figure 7 devait être pris en considération, il faudrait admettre que toutes les inflexions du pouls veineux dépendent de la systole et de la diastole de l'oreillette, et que les mouvements du ventricule ne l'influencent en aucune façon — conclusion contraire aux faits et contraire à la théorie de François Franck.

Tous ceux qui ont cherché à inscrire le tracé du pouls veineux chez le chien ont eu à lutter contre des difficultés techniques provenant du peu de force de la pulsation veineuse. Sur beaucoup d'animaux, on n'obtient de tracés convenables qu'à la phase d'expiration, le pouls disparaissant ou ne s'inscrivant pas à la phase d'inspiration. Le tracé ventriculaire de la figure 7 de François Franck montre clairement que la partie droite de la figure a été prise à la phase d'expiration (pulsations espacées), et la moitié gauche à la phase d'inspiration, ou tout au moins à un moment où les pulsations étaient accélérées. La suppression du pouls veineux dans la moitié gauche de la figure est due probablement à l'accélération des battements du cœur et aux difficultés de l'inscription, et ne saurait être attribuée à la cessation des pulsations auriculaires — en vertu même de la théorie de François Franck. La coïncidence est ici fortuite, et ne correspond nullement à une relation de cause à effet.

Comme on l'a vu par l'exposé historique qui précède, les quelques auteurs qui se sont occupés du pouls veineux sont en désaccord :

1° Sur la description du tracé de la pulsation jugulaire. Ce tracé ne comprend, pour Mosso, qu'une pulsation négative; Potain, Friedreich, Riegel, Marey, admettent une pulsation négative profonde alternant avec deux pulsations positives; pour François Franck, il y a une forte pulsation positive suivie d'un affaissement interrompu par deux petits soulèvements; enfin Gottwalt décrit quatre ondulations positives, une forte et trois petites.

2° Sur la coïncidence des principaux accidents du pouls jugulaire avec les phases de la pulsation cardiaque.

Ainsi le pouls négatif, correspondant à la principale dépression du tracé jugulaire qui se retrouve sur la plupart des tracés publiés, coïncide, pour Potain, Marey, François Franck, Gottwalt, avec le relâchement de l'oreillette, tandis que pour Friedreich et Mosso il tombe en pleine systole ventriculaire. La saillie du tracé qui précède cette dépression correspond, pour les uns, au début de la systole ventriculaire, pour les autres, à la systole de l'oreillette.

3° Sur l'interprétation à donner à ces tracés. Chez la plupart des auteurs, l'interprétation est incomplète. Le seul qui ait donné du pouls veineux une explication complète et logique, François Franck, est malheureusement en contradiction avec certains graphiques de ses propres expériences.

Il était donc intéressant de reprendre cette étude.

§ II. — *Technique.*

Inscription des pulsations de la jugulaire droite, du tronc innommé ou de la veine cave supérieure, au moyen d'un explorateur Verdin, chez le chien anesthésié.

Inscription simultanée du choc du cœur (explorateur de Marey) et de la pulsation carotidienne (sphygmoscope muni d'une canule en T).

Mes expériences ont été faites sur de grands chiens anesthésiés par le chloroforme et la morphine, couchés sur le dos ou sur le côté dans la gouttière d'opération. La veine jugulaire externe droite était mise à nu à la région inférieure du cou et isolée jusqu'à l'entrée de la poitrine, à l'endroit où elle se réunit à la veine axillaire. A cet effet, il est utile de diviser en travers, au moyen du thermocautère, la partie antérieure des muscles pectoraux. Les pulsations de la jugulaire, ou celles du tronc veineux résultant de l'union de la jugulaire avec l'axillaire, recueillies au moyen d'un explorateur Verdin, sont transmises à un petit tambour à levier très sensible (modèle Rothe de Prague), qui écrit avec un minimum de frottement sur le papier légèrement enfumé du grand kymographe de Hering. En regard du pouls veineux, on inscrit simultanément le tracé du pouls carotidien recueilli au moyen d'un sphygmoscope de Marey, ou celui du choc extérieur du cœur au moyen de l'explorateur (cardiographe) de Marey. La vitesse de l'appareil est contrôlée au moyen d'une horloge inscrivant les secondes. On arrête fréquemment la marche du papier enfumé, de manière à permettre aux différentes plumes d'inscrire des lignes de repère. Pendant ces arrêts, le mouvement propulseur continue à marcher et conserve toute sa vitesse. Immédiatement après l'arrêt, le papier repart avec la même vitesse uniforme.

L'explorateur Verdin présente une plaque métallique que l'on glisse sous la veine. La plaque porte, à sa face supérieure, une demi-gouttière fixe sur laquelle se place la veine. Une demi-gouttière mobile vient recouvrir la veine et communiquer ses battements, par l'intermédiaire d'une petite tige verticale, à la membrane en caoutchouc mince d'un petit tambour à air très sensible. Le tambour à air peut être fixé à la hauteur voulue au-dessus de la veine ; il est mobile le long d'une petite tige métallique : le tambour à air est relié à un tambour à levier.

Le sphygmoscope dont je me sers, et dont la figure 8 représente un croquis en demi-grandeur naturelle, rappelle l'instrument imaginé par Marey. La modification consiste dans l'adjonction d'un tube de lavage *t*, et dans l'emploi d'une canule artérielle en forme de +. Le tube *t* et les branches latérales de la canule en croix sont fermés au moyen de tubes de caoutchouc et de pinces à pression (ou pendant les expériences, au moyen de baguettes de verre). Elles permettent l'enlèvement des caillots sanguins qui se forment presque toujours au cours d'une opération prolongée, et facilitent le lavage de l'intérieur de l'appareil.

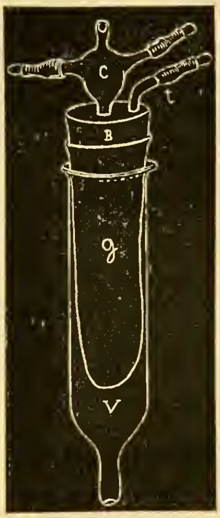


FIG. 8. Modèle de manomètre élastique (sphygmoscope de Marey) employé à l'Institut de physiologie de l'Université de Liège.

V, tube de verre communiquant par sa partie inférieure, effilée, avec un tambour à levier; *g*, doigt de gant en caoutchouc; B, bouchon de caoutchouc, percé de deux trous, pour le passage de la canule artérielle, *c*, (canule en +) et du tube de lavage, *t*.

Enfin, en ce qui concerne l'inscription du choc du cœur, il suffit en général d'incliner l'animal et la gouttière qui le supporte, du côté gauche (de l'animal) pour amener un contact intime entre la surface antérieure du cœur et la paroi thoracique. On cherche l'endroit où l'ébranlement de cette paroi est le plus marqué, et on y applique exactement le bouton du cardiographe.

Il est nécessaire d'étudier les modifications que peut faire subir au pouls veineux l'opération de l'ouverture de la poitrine, de manière à faire la part du mouvement cardio-pneumatique. Si l'on veut simplement faire communiquer la poitrine avec l'extérieur, on pratiquera l'ouverture du côté du diaphragme. On divise au moyen du thermocautère les téguments abdominaux sur la ligne blanche à partir de l'appendice xyphoïde, de manière à ouvrir largement le ventre. On écarte le foie, l'estomac et les intestins. On met aussi à nu la face inférieure du diaphragme, que l'on déchire largement au moyen des doigts. La plaie est maintenue béante par un aide. On doit, dans ce cas, entretenir la respiration artificielle au moyen d'un appareil approprié (soufflet mû par un moteur à eau) et d'une canule fixée dans la trachée.

Enfin, il peut être intéressant de recueillir le pouls des veines intra-thoraciques, notamment de la veine cave supérieure, et d'étudier l'influence que la suppression des battements de l'oreillette exerce sur les pulsations des jugulaires ou de la veine cave. Il est nécessaire alors d'ouvrir la poitrine par sa face sternale ou costo-sternale. Je me suis servi pour cette opération tantôt du procédé que j'ai décrit (*Bulletins Acad.*, 3e série, t. IX, p. 111, 1885 et *Trav. lab.*, I, p. 55, 1885-86), et qui consiste à réséquer une partie du plastron sternal, y compris deux paires de côtes sternales, tantôt du procédé de Baxt. Dans le procédé de Baxt, le sternum est fendu en long exactement sur la ligne médiane, les côtes restant intactes. Les deux moitiés du sternum sont fortement écartées par un aide : l'intervalle qu'elles laissent entre elles permet d'atteindre le cœur et les gros vaisseaux qui en partent. L'explorateur veineux est appliqué sur la veine cave supérieure ou sur un autre vaisseau ; et l'on peut à volonté arrêter les battements de l'oreillette au moyen du courant électrique. (Chocs d'induction fournis par la bobine secondaire du chariot de du Bois-Reymond.)

§ III. — *Identité du pouls de la jugulaire et du pouls de l'oreillette droite.*

On retrouve sur le tracé du pouls veineux, le reflet des variations de pression intra-auriculaire, révélées par le tracé cardiographique de l'oreillette. On y trouve comme dans les tracés auriculaires, les inflexions suivantes :

1° Une ondulation positive *ab*, coïncidant avec la systole de l'oreillette ;

2° Une seconde ondulation positive *bc*, coïncidant avec le début de la systole du ventricule et avec la projection du côté de l'oreillette des valvules auriculo-ventriculaires ;

3° Une pulsation négative très marquée, *cde* (pouls négatif de la jugulaire), correspondant à la projection de l'ondée ventriculaire dans l'aorte et dans l'artere pulmonaire et due principalement à l'abaissement de la cloison auriculo-ventriculaire vers la pointe du cœur, et au recul balistique de cet organe.

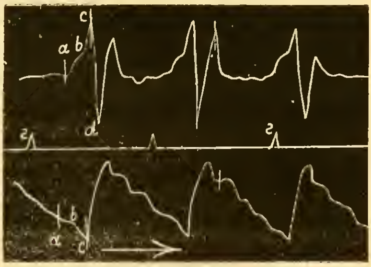
4° Une saillie *f*, correspondant à la fin de la systole ventriculaire et au retour de la cloison auriculo-ventriculaire vers sa position de repos (relèvement);

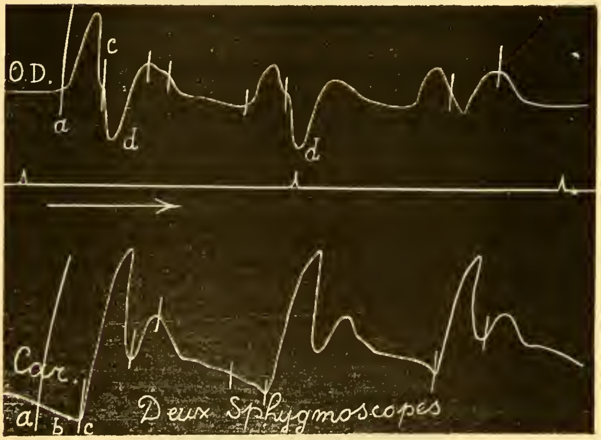
5° Une onde négative *fa*, due à la propagation vers l'oreillette et la veine, du vide ventriculaire post-systolique.

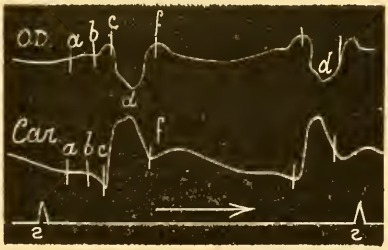
Les veines qui aboutissent à l'oreillette droite sont des tubes élastiques inertes, incapables d'intervenir activement dans les pulsations qui leur sont transmises par l'oreillette droite. De plus, elles sont en communication large et permanente avec cette oreillette pendant toutes les phases de la pulsation du cœur, tandis que les artères ne communiquent avec les ventricules que pendant une partie de la systole ventriculaire. *A priori*, on doit s'attendre à retrouver sur le tracé de la pulsation veineuse, le reflet des moindres variations de pression intra-auriculaire révélées par le tracé cardiographique de l'oreillette. L'expérience a pleinement confirmé ces vues théoriques. Les tracés de pulsation de la veine cave supérieure, ceux de la jugulaire que j'ai recueillis, sont la reproduction exacte des tracés auriculaires et doivent être interprétés comme ces derniers.

J'ai montré dans un chapitre précédent (*La pulsation du cœur chez le chien.* Travaux du laboratoire, vol. II, p. 113, 1887-88) que la pulsation auriculaire avait été incomplètement étudiée par la plupart des physiologistes, qui n'ont tenu compte que du soulèvement initial du tracé auriculaire, soulèvement coïncidant avec la systole de l'oreillette. Les autres inflexions du tracé auriculaire ont, malgré leur importance, passé inaperçues. Seuls Chauveau et son élève Lefèvre en avaient donné une description exacte et complète.

Je suis obligé, au risque de me répéter, de reproduire ici les graphiques de pulsations auriculaires recueillis par moi chez le chien, et d'indiquer sommairement l'interprétation à laquelle je me suis arrêté après de nombreuses expériences. Les tracés 9-13 représentent les variations de pression recueillies simultanément au moyen de deux sphygmoscopes dans les oreillettes droite et gauche et dans une artère, alors que les battements de l'oreillette s'effectuaient normalement. Les figures 14 et 15 correspondent à des expériences où l'influence des battements de l'oreillette a été éliminée (inertie de l'oreillette provoquée par excitation électrique de leur paroi).







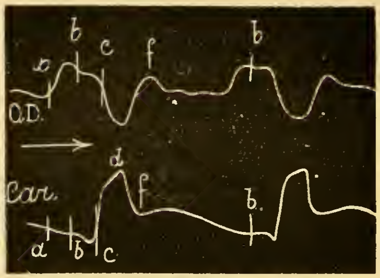


Fig. 9, 10, 11 et 12. Tracés de la pression pris simultanément dans l'oreillette droite (ligne supérieure O. D.) et dans la carotide (ligne inférieure Car.), au moyen de deux sphygmoscopes, chez des chiens morphinés à poitrine ouverte.

ab, systole de l'oreillette; *bc*, début de la systole ventriculaire; *c*, pénétration du sang dans le système artériel; de *s* en *s*, tracé de l'horloge à secondes.

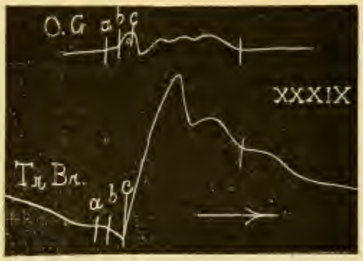


Fig. 13. Tracés de la pression pris simultanément dans l'oreillette gauche (O. G.) et dans le tronc commun brachio-céphalique (Tr. Br.), au moyen de deux sphygmoscopes, chez un chien morphiné à poitrine ouverte.

ab, systole de l'oreillette; *bc*, début de la systole du ventricule.

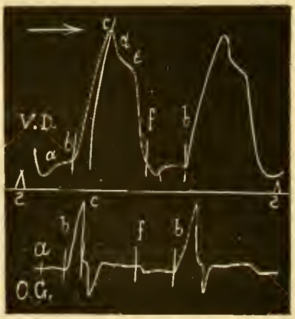


Fig. 14. Tracés de la pression pris simultanément dans le ventricule droit (V. D.), et dans l'oreillette gauche (O. G.), au moyen de deux sphygmoscopes.

Délire passager des oreillettes.

bcdef, systole du ventricule. *ss* horloge à secondes.

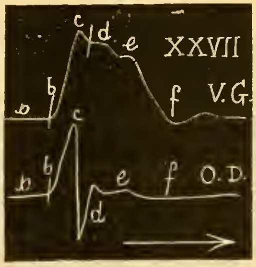


Fig. 15. Tracés de la pression pris simultanément dans le ventricule gauche (V. G.) et dans l'oreillette droite (O. D.), au moyen de deux sphygmoscopes.
Délire passager des oreillettes.
bcdef, systole du ventricule.

Malgré leur diversité apparente, ces tracés se ramènent tous à un type commun, dans lequel on distingue les détails suivants :

1° Une ondulation positive *ab*, correspondant à la systole des oreillettes, et disparaissant quand on supprime cette dernière (en produisant le délire des oreillettes). Comparer les fig. 9-13 avec les fig. 14-15 ;

2° Une ondulation positive *bc*, correspondant au début de la systole ventriculaire et à la projection brusque du côté de l'oreillette, des valvules auriculo-ventriculaires. Cette ondulation ainsi que les suivantes se montrent encore après suppression de la systole auriculaire. Elles dépendent donc de phénomènes autres que la systole auriculaire. L'ondulation *ab* peut être séparée par un léger creux de l'ondulation *bc;* d'autres fois ces deux saillies se confondent, l'une passant insensiblement à l'autre ;

3° Une onde négative très marquée *cde*, représentant un vrai pouls négatif et correspondant au reste du temps de la systole ventriculaire, c'est-à-dire à la projection de l'ondée ventriculaire dans l'aorte et dans l'artère pulmonaire. Cette onde négative est due à l'agrandissement brusque de l'oreillette et à l'abaissement de la cloison auriculo-ventriculaire qui se montre au moment où les ventricules se contractent et déchargent leur contenu dans les grosses artères (recul balistique des ventricules); elle conserve ses caractères après l'ouverture de la poitrine. Enfin, elle peut présenter des dentelures correspondant aux saccades de la systole ventriculaire.

La cloison auriculo-ventriculaire, qui s'était brusquement abaissée pendant la systole ventriculaire, remonte immédiatement après cette systole, d'où diminution de volume de l'oreillette et relèvement vers *f* de la ligne de pression intra-auriculaire;

4° Une onde négative séparée de l'onde *cde* par la portion convexe *f* dont il vient d'être question. Cette onde négative est due à la propagation à l'oreillette du vide ventriculaire post-systolique, et à la déplétion auriculaire qui en est la conséquence (flot de l'oreillette de Marey).

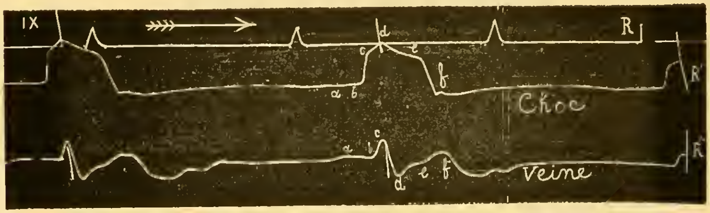


FIG. 16. Tracé du choc du cœur (choc) et pouls veineux (veine), recueillis simultanément sur un grand chien morphiné. Horloge à secondes. Les repères à la fin du tracé, à droite, sont pris en arrêtant l'appareil enregistreur.

ab, systole auriculaire; *bc*, début de la systole ventriculaire et projection vers l'oreillette des valvules auriculo-ventriculaires; *cde*, pénétration du sang dans l'aorte et dans l'artère pulmonaire; *f*, fin de la systole ventriculaire.

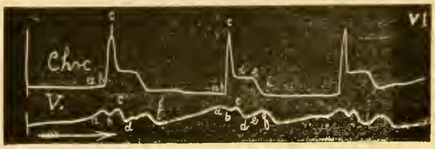


FIG 17. Choc du cœur et pouls veineux de la jugulaire. Même explication des lettres qu'à la fig. 16.

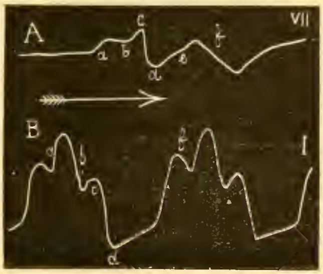


Fig. 18, A et B. Deux formes assez fréquentes de pouls de la jugulaire chez le chien. Même explication des lettres qu'à la figure 16.

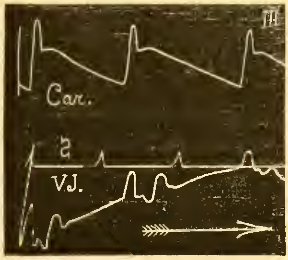


Fig. 19. Pouls carotidien (*Car.*) et pouls de la veine jugulaire (V. J.) recueillis chez le chien ; S, secondes.

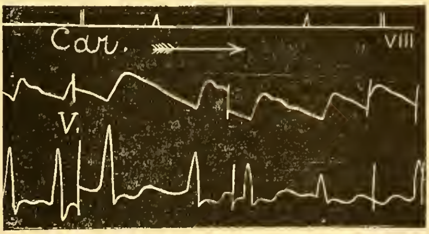


Fig. 20. Pouls carotidien (*Car.*) et pouls de la veine (V), recueillis chez le chien horloge à secondes.

Les repères sont, comme pour les autres figures, pris en arrêtant momentanément la marche du papier de l'appareil enregistreur, le mouvement propulseur conservant sa vitesse uniforme (appareil de Hering).

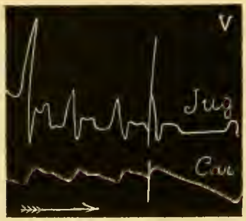


Fig. 21. Pouls de la jugulaire (*Jug.*) et pouls carotidien (*Car.*), recueillis simultanément chez le chien (expiration).

Nous retrouvons dans les tracés de la veine jugulaire (voir fig. 16 à 21), mais surtout dans ceux de la veine cave supérieure, les mêmes inflexions que présentent les tracés auriculaires. Nous y distinguons pareillement :

1° Une ondulation positive *ab*, correspondant à la systole des oreillettes, et disparaissant quand on supprime cette dernière ;

2° Une ondulation positive *bc*, correspondant au début de la systole ventriculaire et due à la projection brusque du côté de l'oreillette des valvules auriculo-ventriculaires. Ce mouvement de projection est réel, et peut être constaté directement par le doigt introduit par l'auricule droite jusque dans l'oreillette (grand chien à poitrine ouverte) ;

L'importance relative de ces deux ondulations positives est des plus variables. Elles sont souvent séparées par un petit creux négatif ; d'autres fois, elles se confondent en une seule ondulation positive élargie supérieurement ;

3° Une onde négative très marquée *cde*, représentant un vrai pouls négatif et coïncidant avec la projection de l'ondée ventriculaire dans l'aorte. La portion descendante de cette onde s'inscrit au moment où le sphygmoscope carotidien trace la ligne ascendante de la pulsation artérielle principale. Elle coïncide à l'origine du système veineux avec la pénétration du sang dans les artères pulmonaire et aorte (1) ;

---

(1) Le pouls veineux semble se propager avec une vitesse un peu plus faible que le pouls artériel. Mais comme, dans mes expériences, l'explorateur veineux est placé

L'explication est la même que pour l'onde négative de l'oreillette (abaissement de la cloison aurico-ventriculaire et recul balistique du cœur). Ici aussi l'onde négative peut montrer de petites dentelures correspondant aux saccades de la systole ventriculaire. Le mouvement cardio-pneumatique doit théoriquement concourir à la production de l'onde négative *cde* : cependant, son importance doit être faible, puisque l'ouverture du thorax n'influe guère sur la forme du pouls veineux ;

4° Dès que le ventricule a cessé de se contracter, la cloison auriculo-ventriculaire se relève, l'oreillette diminue brusquement de volume, d'où augmentation de pression dans son intérieur et inscription de la saillie *f* ;

5° Mais cette augmentation de pression est des plus fugitives. En effet, dès que le ventricule s'est relâché, il s'y développe une pression négative (vide post-systolique) qui a pour effet d'aspirer le sang de l'oreillette vers le ventricule, d'où l'onde négative qui suit la saillie *f* sur le tracé de l'oreillette et de la veine.

Ces différentes inflexions ne s'observent complètement qu'à la phase d'expiration, alors que les pulsations cardiaques sont suffisamment lentes pour ne pas empiéter les unes sur les autres. Si les pulsations sont rapides, elles se suivent sans intervalle, l'oreillette se contractant presque en même temps que le ventricule se relâche. Il peut en résulter une simplification du tracé de l'oreillette et de la veine. En effet, alors la saillie *f* correspondant au relâchement ventriculaire d'une pulsation se confond plus ou moins avec la saillie *ab* correspondant au début, c'est-à-dire à la systole auriculaire, de la pulsation suivante. Le tracé prend alors l'aspect du pouls veineux décrit par Friedreich et Riegel.

---

plus près du cœur que le sphygmoscope artériel, et que d'ailleurs, dans les deux inscriptions, la distance entre le cœur et les instruments explorateurs est assez petite, on peut admettre que le retard de la pulsation artérielle et celui de la pulsation veineuse sur la pulsation du cœur, sont approximativement les mêmes et présentent une durée très faible (1 à 2 centièmes de seconde).

De l'endothélium de la chambre antérieure de l'œil, particulièrement de celui de la cornée,

PAR

les Drs J.-P. NUEL, professeur, et FERN. CORNIL, assistant
de la clinique ophtalmologique de l'Université de Liége.

(PLANCHES VI ET VII.)

A. — STRUCTURE NORMALE DE L'ENDOTHÉLIUM CORNÉEN.

Grand est l'embarras de celui qui veut se faire une idée de la disposition et de la structure de l'endothélium cornéen (endothélium de la membrane de Descemet) par l'étude des travaux originaux : en règle générale, rien ne se ressemble moins que les descriptions de ces cellules données par deux auteurs différents. L'examen microscopique ne suffit guère à le tirer de sa perplexité de visu. Toutefois il fera peut-être ainsi ce progrès de constater que chaque auteur a raison en ce sens que, par son procédé d'investigation, on arrive à voir quelque chose s'approchant plus ou moins de la description qu'il en donne. Mais l'observateur attentif ne manquera pas d'être frappé des différences sensibles entre préparations faites d'ailleurs par un seul et même procédé.

Nous nous sommes heurtés à ces contradictions, à ces obstacles, tout au début de recherches entreprises pour étudier les altérations produites par certains agents thérapeutiques injectés dans la chambre antérieure de l'œil.

Puisque les procédés de préparation habituels nous offrent l'endothélium cornéen sous des apparences très diverses, puisque le même procédé, l'imprégnation par le nitrate d'argent par exemple, est loin de donner toujours le même résultat, on pouvait présumer que ces apparences si diverses, si variables, représentent toutes des altérations, à divers degrés, de la forme normale, inconnue peut-être.

L'examen à l'état frais, dans des liquides physiologiques, ne lève pas la difficulté, d'une part en raison de la limpidité des cellules endothéliales, jointe à l'opacité relative des autres parties de la cornée, et d'autre part à cause de l'extrême altérabilité des cellules en question.

Désorientés par cette grande diversité d'aspect, nous nous adressâmes à l'acide osmique, dont la propriété dominante est de conserver la plupart des éléments anatomiques dans leur structure normale, de les figer et pétrifier en quelque sorte dans leur apparence vivante. C'est ce réactif précieux, auquel l'anatomie de texture est redevable de tant de progrès, depuis que Max Schultze l'a introduit dans la technique histologique, qui nous a permis de faire les constatations dont nous allons rendre compte.

Il résulte de nos recherches : 1° que la structure véritable de l'endothélium cornéen n'était pas connue jusqu'ici, et que les divers auteurs ont décrit comme telle des altérations, à divers degrés, de l'état normal; 2° que les cellules de l'endothélium cornéen, au contraire de l'opinion plus ou moins tacitement reçue, doivent être rangées dans la catégorie des éléments anatomiques les plus altérables du corps; et 3° que la structure de ces lamelles endothéliales est des plus compliquées. A ce dernier point de vue, nous espérons que notre description constituera une contribution sérieuse à la connaissance de la constitution des protoplasmes cellulaires.

Une communication préalable de nos résultats a été faite par l'un de nous (1), en 1889, alors que les recherches étaient encore incomplètes.

---

(1) Nuel. *Mémoires de la Société française d'ophtalmologie*, 1889.

L'animal habituel de nos expériences a été le pigeon. Le serin convient également, et nous supposons qu'il en est de même de tous, ou au moins de la plupart des oiseaux.

Nous nous sommes adressés aussi au lapin, au cobaye, au chien, au chat, au mouton, au bœuf, au porc. La grenouille et les poissons ne conviennent pas pour ces recherches; nous n'avons pas réussi à trouver chez ces animaux la structure si remarquable des cellules endothéliales. Quant aux autres animaux énumérés, la structure que nous avons en vue y existe — nous avons même trouvé les faits fondamentaux en premier lieu chez le lapin, — mais elle s'y présente à l'œil avec une moins grande évidence que chez les oiseaux. Ajoutons que nous en avons vu suffisamment sur des yeux de singe et sur un œil humain énucléé, pour pouvoir dire que la même structure s'y rencontre.

Nous recommandons donc fortement le pigeon et le serin (d'autres oiseaux valent probablement autant) à celui qui serait tenté de contrôler notre dire. Nous croyons même que le choix de l'animal est essentiel dans ces sortes de recherches.

Pour éviter autant que possible les altérations cadavériques des cellules endothéliales, nous ne perdons pas une seconde après avoir coupé la tête à l'oiseau (ou la colonne vertébrale, s'il s'agit du lapin); nous injectons dans la chambre antérieure la solution aqueuse d'acide osmique à 1—2 °/₀, après avoir laissé écouler l'humeur aqueuse. Puis nous énucléons l'œil et nous le plongeons 3—5 minutes dans la solution osmique. Dès ce moment, les détails de structure sont fixés. On peut exciser la cornée et l'examiner dans la glycérine, soit directement (la face postérieure en haut), soit, ce qui vaut mieux, après l'avoir colorée au carmin.

Nous nous sommes toutefois bien trouvés de durcir l'œil préalablement pendant une couple de jours dans le liquide de Haensel (acide chromique à 1 °/₀, 25 volumes; acide picrique saturé, 10 volumes; eau distillée, 65 volumes; acide acétique, quelques gouttes). Avant d'exciser la cornée, nous en enlevons les plans antérieurs à l'aide du rasoir, de manière à réduire la membrane à la plus grande minceur possible, au moins en certains endroits.

On peut donc monter directement dans la glycérine la cornée excisée, la face postérieure en haut. Les détails deviennent beaucoup plus apparents, la structure acquiert un brillant extraordinaire, si, avant de la monter dans la glycérine, on plonge cinq à dix minutes la cornée excisée, soit dans le picrocarmin, soit surtout dans le carmin boracique. La coloration qui en résulte est d'abord un peu diffuse ; mais au bout d'un à deux jours, la glycérine soustrait la matière colorante à certaines parties, et il en résulte une sélection très prononcée, qui donne tout le brillant désirable à la préparation. Le malheur est qu'à la longue (après un à deux mois), la glycérine absorbe souvent trop de carmin, et que la préparation se décolore outre mesure.

D'après notre expérience, il faut se garder de conserver la cornée durcie par l'acide osmique longtemps dans l'eau, et surtout de la faire passer par l'alcool pur ou par l'alcool chlorhydrique. Ces manipulations font pâlir et effacent même la structure préalablement fixée par l'acide osmique. Il faut, par conséquent, renoncer à vouloir, par exemple, fixer la coloration au carmin par l'acide chlorhydrique.

Ajoutons dès maintenant que pour cette étude, l'emploi d'excellents objectifs est de rigueur. Les meilleures lentilles sèches permettent, il est vrai, de constater la structure particulière des protoplasmes ; mais ils deviennent insuffisants quand il s'agit de faire une étude un peu détaillée de cette structure. Nous nous servons toujours d'objectifs à immersion homogène dans l'huile et d'objectifs apochromatiques, également à immersion dans l'huile.

Une préparation de ce genre, bien réussie, présente au regard l'endothélium cornéen sous l'aspect de la figure 5, planche VI. On y remarque d'abord les noyaux (invisibles sans la coloration au carmin), un peu plus colorés que le reste, et faiblement accusées les lignes constituant les polygones connus sous le nom de contours cellulaires. Mais ce qui frappe surtout l'attention, c'est une apparence rayonnée de chaque polygone cellulaire. Chaque noyau est entouré comme d'un soleil de rayons multiples, très réguliers. On remarquera aisément des lignes rayonnantes, alternativement obscures et claires. Celles-ci surtout passent d'une cellule à l'autre, par continuité, sans être influencées le moins du monde par les contours polygonaux des cellules, qui du reste peuvent être très peu accusés.

Dès maintenant il s'agit de résoudre la question de savoir lequel des deux espèces de filaments rayonnants, le sombre ou le clair, donne la forme caractéristique, lequel est la chose principale au point de vue structural. En d'autres termes, en supposant qu'il s'agisse là d'une structure fibrillaire, les fibres se trouvent-elles dans les stries sombres ou dans les stries claires, l'une étant l'élément fibrillaire, et l'autre plutôt une fente interfibrillaire; ou bien doit-on considérer les deux comme faisant partie du protoplasme cellulaire, qui présenterait des rayons alternativement clairs et sombres ?

Une étude très longue et consciencieuse nous a confirmés dans l'opinion que, dans cette apparence rayonnée, le rayon clair est l'élément principal, et que le rayon obscur est plus accessoire, plus ou moins l'ombre du rayon clair.

Tout d'abord, suivant leur longueur, les rayons clairs se poursuivent plus loin que les obscurs. Assez souvent on voit deux rayons clairs voisins se rapprocher jusqu'au contact, de manière à effacer le rayon obscur intermédiaire, qui reparaît un peu plus loin, là où les deux rayons clairs se séparent un peu.

En second lieu, en employant l'éclairage oblique, à l'aide de la disposition de Zeiss, par exemple, et en faisant mouvoir le diaphragme sous la préparation, on voit les stries obscures se modifier, se renforcer ici et pâlir là, sauter même d'un côté d'un rayon clair à l'autre. Il arrive qu'en imprimant au diaphragme des secousses de va et vient, tous ou à peu près tous les rayons obscurs ondulent légèrement, tremblotent, pendant que les clairs restent immobiles.

De tout cela nous concluons que la chose principale dans cette structure rayonnante du protoplasme cellulaire (car nous verrons que c'est le corps cellulaire qui en est le siège), c'est le rayon clair, d'une homogénéité parfaite, et que le rayon obscur est en majeure partie une apparence optique produite par cette structure ; c'est une espèce d'ombre des rayons véritables, des filaments clairs.

Cette opinion sera corroborée puissamment plus loin, par l'étude des figures d'altération.

Toutefois, nous ne voudrions pas soutenir que les rayons obscurs ne sont rien autre chose que des ombres des filaments clairs. Il est, en effet, certain qu'en plusieurs circonstances, on voit au niveau de ces filaments obscurs des granulations situées sous les protoplasmes, comme au fond de fentes rayonnées de ce dernier.

Une seconde question importante à résoudre dès maintenant est celle de la continuité anatomique des rayons d'une cellule à l'autre. — Un doute ne pourrait exister à cet égard que si on envisageait les rayons clairs comme étant des espèces de fentes entre les rayons obscurs, qui eux seraient seuls des filaments protoplasmiques. Or, on voit avec la plus grande évidence la plupart, sinon tous les rayons clairs, passer d'une cellule à l'autre, sans se laisser influencer le moins du monde par les polygones des contours cellulaires. Cette continuité est un des faits les plus faciles à constater. — Les contours cellulaires polygonaux sont visibles dans ces préparations ; ils apparaissent presque exclusivement au niveau des stries radiaires noires, c'est-à-dire dans les interstices de nos filaments.

Il est très manifeste aussi qu'au moins la plupart des fibres protoplasmiques s'insinuent en dessous du noyau. Au début de nos recherches, nous croyions avoir constaté qu'en certain nombre elles passent au-dessus des noyaux, c'est-à-dire à leur face postérieure. Nous nous sommes convaincus dans la suite qu'il n'en est rien, que le noyau est superposé à toutes les fibres. — Ce point n'est pas aussi facile à élucider que cela en a l'air à première vue, à cause de la minceur extrême du corps cellulaire et du noyau. Ce dernier surtout est aplati au point de ne représenter en quelque sorte qu'un plan. Mais si, après avoir mis le microscope exactement au point pour les contours nucléaires, on remonte le tube, les filaments deviennent tous moins distincts, tandis qu'ils s'accusent mieux si on abaisse le tube de l'instrument. — Du moment que l'endothélium est un tant soit peu altéré (une minute de conservation de l'œil énucléé peut suffire à cet effet), le protoplasme et le noyau se ramassent, augmentent d'épaisseur en diminuant leur étendue. Ce sont généralement ces protoplasmes épaissis que nous voyons dessinés par les différents auteurs sur des coupes transversales de la cornée.

A première vue, les filaments protoplasmiques rayonnent autour du noyau, à la manière d'un soleil. On se convaincra bientôt que dans ce soleil, les rayons se groupent en faisceaux, généralement au nombre de six. Toutes les fibres d'un faisceau sont sorties d'une même cellule, et toutes se rendent aussi vers une même cellule voisine, d'abord en s'étalant plus ou moins à la manière d'un éventail, en divergeant jusqu'au niveau du contour intercellulaire, à partir duquel elles convergent de nouveau. Il en résulte une disposition fusiforme (figure 5), très prononcée pour certains faisceaux, au point de simuler l'image d'une espèce de tonnelet.

On remarquera aussi que les différents faisceaux ne sont pas absolument au même niveau. Spécialement ceux qui rappellent l'apparence du tonnelet (t) sont un peu plus profondément situés (vers le stroma cornéen) que les autres (f). En approchant du noyau, les filaments latéraux du tonnelet passent même sensiblement en dessous des fuseaux ($f\,f$) voisins, plus ou moins perpendiculairement à leur direction.

Les filaments d'un fuseau (f) ou d'un tonnelet (t) correspondent tous à un seul côté de l'hexagone constitué par le contour cellulaire. Il y a six côtés à chaque cellule, et six faisceaux fibrillaires rayonnant autour du noyau.

Non seulement les divers faisceaux ne sont pas situés dans un même plan; les filaments d'un faisceau sont disposés en certains endroits sur plusieurs plans. Au niveau des lignes intercellulaires, ils paraissent être situés dans le même plan; ils y sont aussi un peu plus gros que vers les noyaux. Nous avons compté à ce niveau en moyenne une vingtaine de filaments correspondant à un côté du contour cellulaire. Chaque faisceau aurait donc à ce niveau une vingtaine de filaments, ce qui ferait la somme de cent à cent et vingt pour tout le contour cellulaire. Cela ne veut pas dire que le nombre des filaments protoplasmiques ne soit pas plus grand. Bien au contraire ; nous croyons avoir constaté que vers le noyau cellulaire, ce nombre est plus grand, et qu'ils s'y disposent sur plusieurs plans ; vers le contour cellulaire, ils paraissent se réunir à deux ou plus, de manière à former les filaments un peu plus gros que nous avons comptés en cet endroit.

Nous avons pu pousser plus loin l'étude de ces filaments protoplasmiques, sur des préparations dont certaines parties sont privées des noyaux endothéliaux. Il n'est pas très rare, en effet, de trouver dans les préparations certaines régions où les noyaux cellulaires ont été enlevés par les manipulations, alors que le stratum filamenteux est resté en place. Ordinairement, on retrouve les noyaux (*n*, fig. 5) dans le voisinage d'une telle place, et alors on remarque qu'ils sont compris dans une cuticule (*l*) plus ou moins homogène, qui recouvrait l'aire cellulaire. Le noyau étant enlevé avec la cuticule, le stratum fibrillaire apparaît avec une netteté beaucoup plus grande dans toute l'étendue mise ainsi à nu. A gauche, dans la fig. 5, se trouve représenté le cas démonstratif d'une seule cellule ainsi dégarnie, environnée de cellules encore munies de ce recouvrement. On remarquera que non seulement le noyau, mais encore la lamelle homogène constitue un voile très sensible à travers lequel les fibrilles paraissent plus ou moins diffuses. Sans que nous en sachions le pourquoi, la lamelle homogène est, dans quelques préparations, opaque et granuleuse au point de masquer les filaments dans une très forte mesure. Ce sont là des préparations qui peuvent sembler gâtées, jusqu'au moment où l'on y trouve une aire plus ou moins grande dégarnie de ses noyaux.

Enfin, la figure 1, Pl. VI, montre une plus grande étendue dégarnie des noyaux et des lamelles superficielles.

Le fait le plus intéressant qu'on constate dans une telle préparation, si la conservation est excellente, c'est que les filaments ne se rendent pas à un centre, mais que beaucoup d'entre eux au moins passent en dessous du noyau, en décrivant des anses plus ou moins prononcées, pour continuer leur course dans un autre faisceau.

C'est ici surtout que nous avertissons ceux qui voudraient refaire ces recherches, de ne pas se contenter, pour asseoir un jugement définitif, d'une première préparation, qui peut-être n'est pas réussie à la perfection. Très souvent les filaments semblent se perdre sous le noyau en une aire subnucléaire plus ou moins homogène, à peine un peu striée dans le sens des filaments, à la manière dont cela est représenté en 1, 3 et 4 de la figure 4, Pl. VI. Si nous considérons une telle préparation comme un peu défectueuse sous le rapport de la conservation, c'est que nous en avons d'autres qui montrent avec la plus grande évidence la disposition de la figure 1. Nous ne voulons pas dire que nous rencontrons la disposition représentée dans la fig. 1 sur un aussi grand nombre de cellules. Toujours il y en a l'une ou l'autre, sur une aussi grande étendue, dont les détails ne sont pas visibles d'une manière aussi schématique. Mais une étude approfondie, à l'aide des meilleurs objectifs à immersion homogène, fera voir que les choses sont disposées de cette manière.

La poursuite des filaments à travers la région recouverte par le noyau est une chose assez délicate. Les filaments y sont plus minces qu'au niveau des lignes intercellulaires ; leurs contours sont moins bien accusés, et de plus, ils y sont situés sur un plan un peu plus profond. Il y a là une petite excavation, un godet, qui logeait le noyau, une espèce de niche tapissée par le stratum des fibrilles, au fond de laquelle il faut enfoncer en quelque sorte le foyer du microscope.

La disposition des fibrilles est des plus régulières. Il y a d'abord un système de fibres qu'on poursuit sur une grande étendue, à travers plusieurs cellules voisines. Il n'est pas rare de voir une fibrille en continuité à travers deux et même trois cellules. Nommons ces fibres provisoirement " superficielles „, en opposition avec un autre système.

Partons, par exemple, de la cellule 1, fig. 1. A droite et à gauche, le faisceau, unique au niveau du noyau, se bifurque; chaque faisceau résultant de cette bifurcation se rend à une autre cellule où elle se rencontre avec un demi-faisceau analogue provenant d'une cellule voisine. Au delà de ces deux cellules, bifurcation identique, à la suite de laquelle les deux faisceaux provenant de la cellule 1 se joignent de nouveau, pour constituer un seul faisceau au niveau du noyau 4, faisceau qui se bifurque de nouveau, etc. De cette manière est constitué une espèce de réseau des plus réguliers, formé par des faisceaux fibrillaires sinueux, disposés en méandres qui se joignent au niveau d'un noyau, se disjoignent pour se rencontrer plus loin, etc.

On peut se demander si toutes les fibres superficielles de la cellule 1 se réunissent de nouveau dans la cellule 4, à l'exclusion de toutes les autres, et si aucune ne va dans une cellule voisine, d'après un système plus compliqué que celui qui ressort de la figure 1. Tout ce que nous pouvons dire, c'est qu'au moins la plupart des fibres sorties d'une cellule (1) se réunissent de nouveau en une autre (4).

Sous le noyau, les fibrilles se disposent sur plusieurs plans, et il est impossible de les poursuivre toutes dans leur continuité, bien que cela soit facile pour l'une ou l'autre, celles qui longent les bords du faisceau par exemple.

En même temps que le demi-faisceau s'incline latéralement, pour aller, dans une autre cellule, avec un demi-faisceau voisin, constituer un faisceau central,il s'étale en fuseau, dans l'espace situé entre deux noyaux. C'est ce fuseau que nous avons entrevu déjà dans les préparations où les noyaux sont en place (fig. 5).

Un second système de fibres, qui pourraient être qualifiées de " profondes „, réunit deux cellules voisines, en occupant les espaces losangiques laissés par les fuseaux. Les fibres de ce système sont un peu plus minces que celles des fuseaux superficiels. De plus, elles sont, au moins vers le pourtour du noyau, situées plus profondément que les premières. Ces fibres sont sensiblement plus étalées que celles des fuseaux au niveau des contours cellulaires; les plus extrêmes décrivent donc des courbes internucléaires plus prononcées que celles des fuseaux superficiels. C'est à ce système que nous voudrions donner le nom de *tonnelet*, en opposition avec celui de *fuseau*, réservé à la partie internucléaire d'un demi-faisceau superficiel, celui-ci étant moins évasé et ayant des fibres un peu plus volumineuses que celui-là.

Là où les fibres du tonnelet, déjà condensées, rencontrent les fibres superficielles, dans l'angle obtus constitué par la rencontre de deux fuseaux, dont l'un est la continuation de l'autre, en cet endroit les fibres du tonnelet semblent ordinairement cesser brusquement. On voit bien par ci ou par là que les extrêmes s'insinuent un peu sous les fibres des fuseaux voisins, qu'elles croisent sur une étendue plus ou moins grande. Ordinairement, l'impression produite par l'examen de cette partie de la préparation est que les fibres du tonnelet cessent ici, sans qu'on puisse déterminer le mode exact de leur terminaison. Dans des cas rares, nous avons pu nous convaincre qu'en réalité ces fibres profondes, ramassées en paquet, passent sous les superficielles, et se continuent dans celles du tonnelet voisin, à la manière dont cela est représenté en *a*, *a*, en haut et à gauche de la figure 1. Ce détail est des plus difficiles à constater, par la raison qu'en cet endroit, les fibres, ramassées en paquet et moins distinctes que dans les espaces internucléaires, sont recouvertes par plusieurs couches de fibres superficielles. La continuité de celles-ci est, elle aussi, très difficile à constater, aussi longtemps qu'il faut les regarder à travers les noyaux en place. Toutefois, l'œil accoutumé à constater la continuité des fibres superficielles, sur d'autres préparations, finit par la voir aussi à travers les noyaux, ainsi que cela est représenté en certains endroits de la figure 5.

Nous avons donc pu nous convaincre absolument, sur une demi-douzaine de cellules, de la continuité des fibres des tonnelets voisins, et pour les motifs indiqués, nous n'hésitons pas à regarder cette continuité comme un fait général.

La disposition des fibres protoplasmiques est, dans l'immense majorité des cas, celle que nous venons de décrire : les fibres superficielles restent telles ; et plus ou moins perpendiculaires à leur direction, il y a celles des tonnelets, celles-ci étant un peu plus fines et plus étalées que celles-là. Dans des cas rares, nous avons vu surgir une certaine anomalie dans ce plan si régulier ; nous avons vu les fibres d'un tonnelet devenir superficielles, pendant que d'autres, de superficielles, devenaient profondes. Un de ces cas est représenté en B, dans la figure 1.

Nous nous sommes exprimés jusqu'ici comme si l'absence du noyau avec la lamelle homogène était une condition sine qua non de la visibilité des fibrilles sous le noyau. Cela est le cas ordinaire. Nous avons cependant rencontré des préparations dans lesquelles ces détails pouvaient être, sinon reconnus clairement, au moins entrevus, à travers les noyaux et la lame homogène superficielle. Pour des raisons que nous ne saurions préciser tout à fait, ces parties superficielles y étaient plus homogènes et plus transparentes que dans d'autres préparations.

Nous avons enfin à parler d'un dernier élément intéressant de la couche fibrillaire. En dessous du noyau cellulaire, au point central autour duquel gravitent ces tourbillons de fibres, nous distinguons, dans bien des cas, surtout lorsque le noyau est enlevé, un petit corpuscule (*c*, fig. 1 et 5) vaguement dessiné ; quelquefois même on l'entrevoit à travers le noyau en place. Nous ne l'avons pas distingué sur toutes les cellules ; mais sa présence, évidente dans peut-être le quart des cas, est intéressante à constater en vue d'un détail de structure décrit par divers auteurs dans certaines cellules. Nous voulons parler du corpuscule central dans le globe polaire de van Beneden, ou du globe d'attraction d'autres auteurs. — Ce corpuscule est-il quelquefois trop peu distinct pour être aperçu ? Ou bien adhère-t-il au noyau susjacent au point d'être enlevé souvent avec lui ? La possibilité de la dernière alternative ressort de l'observation suivante. Il arrive que le noyau soit enlevé avec la portion des fibres située sous lui. Dans ce cas on rencontre, au centre de la région naguère occupée par le noyau, une véritable lacune du stratum fibrillaire, telle qu'elle est représentée dans la cellule 5 de la figure 4, Pl. VI.

Enfin, à l'endroit où les parties moyennes des fibres extrêmes de deux fuseaux s'adossent avec la partie moyenne des fibres extrêmes d'un tonnelet, endroit correspondant au point de rencontre de trois côtés des polygones cellulaires (fig. 5, Pl. VI, x), nous avons cru entrevoir quelquefois un corpuscule assez bien délimité, ayant à peu près les dimensions du précédent. Nous n'oserions toutefois appuyer trop sur cette observation.

En tous cas, sur les préparations imprégnées au nitrate d'argent, on rencontre presque constamment en cet endroit une petite sphère colorée en noir comme la substance unissante et très réfringente. Ces deux corpuscules ont-ils des rapports entre eux ?

Nous avons donc à distinguer dans l'endothélium de la cornée transparente une couche superficielle, plus ou moins homogène, dans laquelle sont insérés ou à laquelle adhèrent intimement les noyaux cellulaires. En dessous de cette couche est le stratum fibrillaire, qui correspond à ce qu'on désigne ordinairement du nom de protoplasme cellulaire. On remarquera qu'avec la lamelle superficielle disparaît en totalité ou presqu'en totalité le hexagone que le nitrate d'argent rend si apparent, et qui est décrit sous le nom de contour cellulaire. Dans notre figure 1, Pl. VI, ces contours font absolument défaut partout où la lamelle homogène est enlevée. Cette ligne de contour fait donc partie intégrante de la lamelle superficielle plutôt que du stratum fibrillaire. D'un autre côté, cette ligne de contour est plus accusée entre les fibrilles qu'à leur niveau. Elle est donc formée probablement par une substance amassée surtout entre les fibrilles. — Quelquefois on voit encore une faible trace de ce contour après enlèvement de la lame superficielle. Cette partie du contour, plus ou moins indépendante de la lame superficielle, nous paraît faire partie d'une couche située plus profondément que le stratum fibrillaire. Nous sommes enclins à adopter la manière de voir défendue récemment par Wagenmann (¹), d'après laquelle la membrane de Descemet serait en partie au moins une formation cuticulaire, produite par l'endothélium. Nous devrions donc nous faire l'idée suivante des cellules endothéliales qui nous occupent. Le protoplasme cellulaire très aplati, à structure fibrillaire, les fibrilles étant continues d'une cellule à l'autre, serait couvert à ses deux faces d'une cuticule, le noyau étant plus particulièrement adhérent à la couche superficielle, qui est en contact avec l'humeur aqueuse. A mi-chemin entre les noyaux, ces deux cuticules s'épaississent, envoient l'une vers l'autre et dans les interstices des fibrilles, des prolongements qui arrivent probablement au contact l'un de l'autre. Ces épaississements constituent ce qu'on a décrit sous le nom de contours cellulaires.

Il semblerait, à première vue, que la composition chimique des contours diffère sensiblement de celle des lamelles, témoins leurs réactions sous l'influence de certains réactifs, tels que le nitrate d'argent. — Nous croyons, quant à nous, que cette différence n'est pas aussi essentielle qu'on serait tenté de l'admettre. Le nitrate d'argent colore, en effet, les deux lamelles, et souvent la coloration est si intense que le corps protoplasmique clair tranche sur le fond obscur : coloration négative de certains auteurs. Mais toujours le contour polygonal se distingue par sa coloration plus intense. Nous sommes d'avis que cette dernière circonstance est tout simplement due à ce qu'en cet endroit la substance réductrice pour le nitrate d'argent est en couche plus épaisse qu'ailleurs.

Cette disposition de la substance dite intercellulaire entre les fibrilles protoplasmiques rappelle sous beaucoup de rapports ce que les botanistes décrivent dans les jeunes cellules végétales, lorsque la cellulose commence à se déposer à la limite entre deux cellules voisines. Strassburger, par exemple, décrit (²) un stade de formation du sac embryonnaire dans lequel les cellules

---

(¹) Wagenmann. *Arch. f. Ophthalm.*, 1889.

(²) Strassburger. *Zellbildung und Zelltheilung*, 1880.

se disposent sur la paroi de ce sac, à la manière d'un endothélium, baigné au côté interne par un suc. Les conditions des cellules, aplaties également, rappellent beaucoup celles de l'endothélium de la membrane de Descemet. Mais là ne s'arrête pas l'analogie. A un certain stade (Pl. I et II du travail de Strassburger), le protoplasme présente également une structure fibrillaire rayonnante, les fibrilles passant par continuité d'une cellule à l'autre. Il y a telles des figures de Strassburger (fig. 15, Tab. I, fig. 31, Tab. II) qui rappellent tout à fait l'endothélium cornéen un peu mal conservé. A ce moment, d'après les recherches de Strassburger, la cellulose commence à se déposer aux limites cellulaires *entre* les filaments protoplasmiques. C'est ce stade que rappellent nos préparations, la substance intercellulaire tenant la place de la cellulose des cellules végétales. — Il y a là un rapprochement qui s'impose, qui nous a vivement frappés, et qui, croyons-nous, devra être poussé plus loin et étendu à d'autres détails de la structure des cellules des deux règnes.

D'après ce qui précède, nous devons nous faire une idée très particulière de la constitution des cellules endothéliales adultes. L'élément anatomique nous présente à considérer une coque, formation cuticulaire perforée d'un très grand nombre de pertuis là (aux côtés constituant des rectangles très allongés) où les cellules voisines se touchent. Dans cette coque est renfermée la substance contractile, protoplasmique, si on veut, à structure plus ou moins rayonnante à partir d'un point central occupé par un petit corpuscule (*c* de nos fig. 1 et 5), situé sous le noyau et adossé à ce dernier. Le noyau repose sur ce stratum fibrillaire, qu'il déprime un peu ; il affecte avec la coque cellulaire un rapport plus intime qu'avec la couche fibrillaire, protoplasmique. Les fibrilles protoplasmiques, contrairement à ce qu'on serait tenté de croire à priori, et contrairement à ce que nous admettions nous-mêmes au début de nos recherches, ne se rendent pas tout simplement en un territoire central. Bien que toutes se condensent sensiblement autour d'un globule central qui, d'après nous, est l'homologue du corpuscule central de la sphère attractive de van Beneden, en réalité elles dépassent cet endroit pour sortir de la cellule à travers des pertuis de la coque cuticulaire, pénètrent dans une cellule voisine, et ainsi de suite. Le corps cellulaire rappelle donc celui des foraminifères, sauf qu'ici l'enveloppe est siliceuse, comme elle est ligneuse dans les plantes. Les botanistes sont du reste confirmés tous les jours de plus en plus dans l'idée que les protoplasmes cellulaires sont dans les plantes en continuité de substance avec leurs voisins, à travers de fins pertuis percés dans les cloisons intercellulaires de cellulose.

Il est impossible aussi de ne pas soupçonner un rapport intime, sinon une identité complète, entre cette structure fibrillaire de nos endothéliums, et les fuseaux achromatiques décrits dans les cellules en division. Les six fuseaux partant du centre de chaque cellule seraient les fuseaux développés dans les divisions successives des cellules. Notre tourbillon central enfin serait la sphère attractive de van Beneden.

On pourrait nous objecter que peut-être nos fibrilles ne sont rien autre chose que des différenciations, au sein du protoplasme, spéciales à l'endothélium cornéen, intéressantes en elles-mêmes, mais n'ayant aucune signification au point de vue de la constitution des protoplasmes en général.

Cette objection n'est certainement pas sans valeur. Nous-mêmes nous n'avons pas réussi à déceler cette structure dans d'autres endothéliums, notamment dans l'iris et dans le péritoine, pas plus que nous ne l'avons trouvée sur la cornée de la grenouille, ou dans des endothéliums cornéens en train de se régénérer ou présentant des cellules en voie de division indirecte. Et peut-être que nous nous serions arrêtés à cette idée, s'il n'y avait l'extrême altérabilité (dont nous allons parler) de notre système fibrillaire, altérabilité qui ne se concevrait guère s'il s'agissait de simples différenciations au sein du protoplasme, et qui s'entend très bien du protoplasme lui-même. Quant à la non existence de cette structure dans d'autres endothéliums ou dans des circonstances déterminées, nous croyons qu'il faut attendre de plus amples recherches. Cela ne tient-il pas à ce que pour chaque cas particulier, la structure ne peut être révélée que par un procédé de préparation spécial, qu'il faut savoir trouver? Des centaines de microgaphes, et des mieux entendus, n'ont-ils pas examiné l'endothélium cornéen, sans avoir été frappés de sa structure si remarquable, précisément parce qu'ils ne se servaient pas du procédé de conservation requis. D'un autre côté, un peu plus loin, nous apprendrons à connaître des circonstances dans lesquelles la structure fibrillaire est sensiblement modifiée, effacée même tout à fait, au point que le protoplasme représente une masse uniformément homogène ou uniformément granulée, et que ces modifications, loin d'être incompatibles avec la vie des cellules, en caractérisent même les périodes de grande activité. Il faut donc admettre que dans des circonstances déterminées, cette structure peut être plus ou moins voilée.

Par contre, il existe dans les annales de la science de nombreux et importants indices qui semblent démontrer que la structure fibrillaire, plus ou moins rayonnante, du protoplasme. et même la continuité des protoplasmes voisins, est un fait général.

En tête de ces observations, nous plaçons celles d'Ed. van Beneden (1) sur la structure fibrillaire des protoplasmes en général et de celui des produits sexuels en particulier, structure que Rabl (2) a confirmée pour certaines cellules épithéliales adultes, et Solger (3) pour les cellules pigmentées dans la peau de certains poissons. Il y a lieu surtout de rappeler la description que Ranvier donne des cellules du réseau muqueux de Malpighi (4) et les cellules de la névroglie (5), tant pour la structure fibrillaire que pour la continuité de substance. La description que Max Schultze a dans le temps donnée des cellules nerveuses mérite également d'être rappelée ici.

---

(1) Ed. van Beneden. *Recherches sur la fécondation*, etc , p. 573.

(2) C. Rabl. *Ueber Zelltheilung, in Anatom-Anzeiger*, 1889, p. 21.

(3) Solger *Zur Structur der Pigmentzelle.* Ibidem. nº 324, p. 1.

(4) Ranvier. *Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi, in Compt rend.* 1882, 26 déc.

(5) Le même. *De la névroglie, in Compt. rend.* 1882, 5 juin

Nous pourrions du reste prolonger encore beaucoup cette liste d'auteurs ayant reconnu plus ou moins clairement, soit la structure fibrillaire de certains protoplasmes, soit la continuité persistante entre protoplasmes voisins. Bornons-nous à rappeler que cette continuité a été constatée plus ou moins clairement pour les endothéliums cornéens, notamment par Prenant (1), Swaen (2), Preiss (3), Ciaccio (4), Ewetsky (5), bien que ces auteurs se soient trouvés en présence d'endothéliums plus ou moins altérés, ou qu'ils aient fait leurs observations chez des animaux ne présentant pas la structure décrite par nous. Il n'y a en réalité qu'un seul auteur qui nous paraît avoir vu la structure fibrillaire typique. Dans le traité d'histologie, publié en 1888 en langue russe par Lawdowsky, se trouve (à la page 995) une figure et un passage sur lesquels nous avons été rendus attentifs vers la fin de nos recherches. Afin de tenir compte des mérites de chacun, nous avons fait traduire ce passage pour le reproduire intégralement ici :

“ Les endothéliums de la membrane de Descemet ont un
„ protoplasme transparent, non granuleux. Chez les oiseaux,
„ leur texture est compliquée, d'après les observations de
„ Smernow. Dans chaque cellule, on peut distinguer une partie
„ fibrillaire, appliquée vers le tissu de la lame transparente,
„ et d'une partie lisse, tout à fait transparente, tournée vers la
„ chambre antérieure. La partie fibrillaire est composée de
„ filaments très minces, recouvrant en partie les noyaux ; ils
„ passent d'une cellule à l'autre. „ Et c'est tout.

Rappelons spécialement aussi la structure rayonnante et la continuité de substance que Valude (6) vient de décrire aux cellules épithéliales d'une cornée pathologique.

Enfin, il y a quelque intérêt à rappeler ici les recherches physiologiques d'Engelmann d'après lesquelles il doit y avoir une continuité de substance, établissant un lien physiologique entre les diverses cellules des épithéliums vibratiles, lien physiologique comparable à celui que le même auteur a mis en évidence pour les fibres musculaires du cœur et pour celles de l'uretère. Pour ce qui est de l'uretère, Kultschizny (¹) vient de décrire les liens anatomiques entre cellules musculaires voisines.

---

(1) Prenant. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.* 1886.

(2) Swaen. *Bullet. de l'Acad. royale de Belgique*, 1876, nº 7.

(3) Preiss. *Arch. f. pathol. Anat.* 1881, t. 84.

(4) Ciaccio. *Mém. de l'Acad. de Bologne*, 1875, série III, t. V.

(5) Ewetsky. *Untersuch. aus de pathol. Institute zu Zürich*, 1875, fasc. III.

(6) Valude. *Compte rendu de la Société ophtalm. de Heidelberg*, 1889, p. 1.

Les indices relatifs à la structure fibrillaire et à la continuité des protoplasmes (au moins de ceux dérivant du même feuillet embryonnaire) sont tellement nombreux, qu'à diverses reprises on a développé des théories générales exprimant ce fait, théories que nous ne saurions signaler spécialement ici.

En supposant qu'une structure fibrillaire, analogue à celle que nous venons de décrire, soit un fait général pour tous les protoplasmes, ou au moins pour une catégorie de protoplasmes, on comprendra aisément qu'elle doit se présenter sous l'aspect le plus simple dans les cellules endothéliales, qui au fond n'ont guère que deux dimensions. Elle sera beaucoup plus difficile à démêler dans les cellules de la profondeur de nos organes, où les fibrilles sont orientées suivant les trois dimensions de l'espace, et pas seulement suivant un seul plan comme dans les endothéliums.

Intercalons ici quelques remarques qui n'ont pas trouvé de place convenable dans ce qui précède.

L'on sait que l'idée tend à prédominer d'après laquelle l'activité cellulaire, lors de la mytose, commence, non pas dans le noyau, mais dans le globe d'attraction, peut-être dans le corpuscule central de ce dernier, corpuscule que nous trouvons également dans nos préparations. Ce corpuscule serait donc le centre kinétique de la cellule ; le noyau serait plus accessoire. D'accord avec cette idée, Solger (²) a constaté dernièrement que dans la peau de certains poissons des cellules pigmentaires munies de deux noyaux, les grains pigmentaires se disposent en lignes rayonnantes autour d'un petit corpuscule inter-

---

(¹) Kultschizny. *Biolog. Centralbl.* T. VII, p. 572.

(²) Solger. *Zoolog. Anzeiger*, 1889, nº 324, p. 1.

médiaire aux deux noyaux, qu'il identifie avec le corpuscule central du globe d'attraction des cellules en mytose. Nous avons rencontré plusieurs fois une cellule endothéliale à deux et même à trois noyaux; le protoplasme rayonnait, à la manière habituelle, autour d'un seul point central. Dans un cas de trois petits noyaux dans une cellule, les fibrilles rayonnaient manifestement autour du plus petit des trois. Etait-ce là un corpuscule central, et n'y avait-il que deux noyaux? Nous devons faire remarquer que les trois noyaux étaient également colorés par le carmin boracique.

Sur une cornée traitée de la manière indiquée, par l'acide osmique, puis colorée, ordinairement les lignes de contours sont faiblement accusées, au point d'être quelquefois presque inappréciables. Par contre, sur une cornée traitée par le nitrate d'argent, d'après le procédé classique, pour bien accuser les lignes de contour, on ne trouve pas trace de notre système fibrillaire. Nous avons essayé avec succès de combiner les deux réactifs. Après avoir fait agir l'acide osmique une fraction de minute, nous plongeons la cornée dans le nitrate d'argent. Dans ces circonstances, les bâtonnets, quoique peu apparents, sont cependant suffisamment conservés, et de plus les lignes de contour sont relativement bien accusées. On constate alors que ces lignes sont apparentes surtout dans les interstices entre nos fibrilles ou bâtonnets, qui eux restent incolores.

Les prétendues imprégnations positives de l'endothélium par le nitrate d'argent, décrites par certains auteurs, sont dues à une coloration plus intense de la lame homogène superficielle. Les fibrilles restent toujours incolores. Lorsqu'on traite la préparation d'emblée par le nitrate d'argent, les fibrilles ne sont pas apparentes, ou plutôt sont confondues en une masse protoplasmique homogène; la lamelle superficielle, fortement colorée en noir, en impose pour être la cellule entière (voir plus loin).

Ajoutons ici quelques détails supplémentaires sur la grandeur des cellules endothéliales de la cornée. Chez le lapin, ces cellules présentent des dimensions très variables. A côté des cellules plus petites (qui constituent la grande majorité), hexagonales, quelques-unes pentagonales, munies d'un seul noyau, on en rencontre de beaucoup plus grandes renfermant de deux jusqu'à cinq noyaux ; elles ont de sept à huit côtés et plus. Parfois une grande cellule ne renferme qu'un seul noyau plus volumineux que les noyaux ordinaires, mais cela est très rare.

Nous devons enfin signaler ici un détail dont nous n'avons pas encore la clef. Souvent, on distingue dans les cellules encore munies de leurs noyaux, une zone périnucléaire plus sombre, bordée par un contour hexagonal assez régulier, parallèle à l'hexagone cellulaire. D'un noyau à l'autre, on distingue alors trois lignes parallèles, perpendiculaires à la direction des fibrilles protoplasmiques, et dont la moyenne fait partie du contour cellulaire. Nous ne savons pas exactement à quoi attribuer cette zone périnucléaire sombre. Peut-être qu'elle doit être mise sur le compte d'une saillie du protoplasme autour du noyau, saillie dont les contours reproduiraient ceux de la cellule. Il se pourrait aussi que la zone plus sombre, périnucléaire, serait produite par la lamelle superficielle, homogène, qui se serait un peu rétractée de la périphérie cellulaire.

B. — Altérations de l'endothélium cornéen.

Le système fibrillaire des endothéliums cornéens constitue une structure des plus altérables. Nous ne connaissons guère dans toute l'économie animale d'élément anatomique fixe qui résiste moins aux agents nocifs. Il faut donc modifier du tout au tout l'idée qu'on s'en faisait plus ou moins explicitement, d'après laquelle les endothéliums en général, et les endothéliums cornéens en particulier, seraient des éléments plus ou moins inertes, ayant pour rôle de recouvrir les parties sous-jacentes, à la manière des écailles épidermiques superficielles, nous allions dire à la manière des ardoises d'un toit. Peut-être même que nos recherches, faites sur un endothélium spécial, contribueront à modifier ces idées des histologistes sur les endothéliums en général.

Nous avons déjà dit qu'il faut opérer très vite pour fixer nos endothéliums à l'état vivant, et non altérés encore. Il suffit de laisser reposer l'œil énucléé une couple de minutes, pour que le système fibrillaire décrit par nous, soit sensiblement altéré. Cinq minutes de ce repos peuvent même le rendre méconnaissable. D'un autre côté, le voisinage d'un endroit blessé, puis la plupart des réactifs (nous n'exceptons que l'acide osmique) effacent la structure fibrillaire. Celle-ci a-t-elle disparu dans ces circonstances, ou existe-t-elle encore, mais insensible à notre regard? Enfin, le contact avec des milieux anormaux, y compris l'eau pure, frappe de mort les endothéliums cornéens au bout de très peu de temps.

Nous dirons un mot de ces diverses altérations.

1° *Altérations traumatiques de l'endothélium.* — Quelques heures après qu'on a établi une blessure endothéliale, par exemple après avoir rayé la face postérieure de la cornée à l'aide d'un stylet introduit dans la chambre antérieure, les cellules avoisinant dans un certain rayon la perte de substance endothéliale perdent leur structure fibrillaire, et la masse protoplasmique se rétracte, d'après le procédé que nous allons décrire plus loin. La perte de substance est ensuite comblée par glissement des endothéliums voisins, puis seulement apparaissent des figures karyokinétiques, et la structure fibrillaire reparaît.

Peters (1) avait déjà reconnu que chez la grenouille, les pertes de substance de l'endothélium cornéen se comblent par glissement des parties voisines; qu'ensuite seulement apparaissent les figures karyokinétiques, décrites du reste également par Ewetsky (2) et Schottlænder (3).

Nous allons voir que dans les cellules endothéliales en voie de se déplacer ou en voie de se multiplier, on ne remarque pas la structure fibrillaire (au moins pas avec notre réactif), et que le protoplasme est devenu homogène, plus ou moins granulé.

---

(1) Peters. *Arch. f. mikr. Anat.* 1887.

(2) Ewetsky. *Loc. citat.*

(3) Schottlænder. *Dissert.* Berne, 1888.

On dirait que chaque activité extraordinaire de ces cellules suppose cette espèce de rajeunissement. Il en est ainsi encore au niveau des petits abcès qu'on peut produire dans la cornée en injectant des staphylococcus entre ses lamelles. Au niveau de l'abcès, les cellules endothéliales subissent bientôt les mêmes modifications, sur lesquelles nous allons insister.

2° *Altérations cadavériques ou altérations dues à la conservation de l'organe après sa mort.* — Les premières altérations cadavériques, celles qui sont si rapides à se produire qu'on ne rencontre guère de cornée qui ne les présente en l'un ou l'autre endroit (peut-être moins accessible au liquide osmique), sont les suivantes.

Les fibres, au lieu d'être droites, comme tirées à la règle, s'incurvent latéralement, deviennent sinueuses, au point de rencontrer avec les voisines. Aux endroits où les fibres se touchent, elles deviennent confluentes. Cette confluence est surtout rapide à se produire aux points où trois cellules voisines se rencontrent. En cet endroit, nous avons trouvé adossées plus ou moins, et même se recouvrant, les fibrilles de deux fuseaux et ceux d'un tonnelet. Les fibres du tonnelet s'insinuent plus ou moins sous celles des fuseaux, et c'est là que la confluence se produit en premier lieu, donnant ainsi lieu à une espèce de treillis, à mailles plus ou moins nombreuses selon le degré d'altération. La fig. 5, Pl. VI, présente en *t* et en *f*, des sinuosités, et en *r* le réticulum. Mais ici il s'agit déjà d'un second ou troisième stade d'altération. Dans cette figure, dessinée à une échelle plus forte que la fig. 1, les interstices entre les fibrilles sont laissés en blanc, bien qu'en réalité ils soient plus foncés que les fibrilles. Ces sinuosités se produisant aussi dans le sens perpendiculaire au plan de la cornée, on pourrait souvent croire, à première vue, que les filaments sont devenus moniliformes ou même fractionnés. Un déplacement du foyer du microscope redressera l'erreur.

Avant que ces altérations ne soient arrivées au degré représenté dans la fig. 3, on en constate d'autres en dessous du noyau cellulaire. De même qu'on ne rencontre pas de préparation ne montrant pas dans l'un ou l'autre endroit des fibrilles plus ou moins sinueuses, et un commencement de treillis au point de contact de trois cellules voisines, de même aussi, on ne réussit pas à préparer une cornée ne présentant nulle part un commencement de confluence entre les fibrilles sous le noyau. Nous avons même été longtemps avant de rencontrer des cellules sans noyaux et absolument intactes, conformément à notre description de plus haut.

Un premier stade d'altération est celui des cellules 1 et 4, de la fig. 4, Pl. VI; c'est-à-dire que les fibrilles confluent plus ou moins, de manière à constituer même une place uniformément et faiblement granulée, vers laquelle semblent tendre, comme vers un centre, les fibrilles rayonnantes, comme cela est représenté dans la cellule 3 de la même figure. Entre temps, le corpuscule central peut rester apparent, comme dans la cellule 1. Pour ce qui est de la cellule 2, dont nous avons rencontré maintes fois l'aspect, nous inclinons à admettre que l'aire homogène centrale est produite par la confluence des fibrilles; il se pourrait cependant qu'en cet endroit, la couche fibrillaire ait été arrachée avec le noyau, comme cela est évident pour la cellule 5 de la même figure.

Dans un stade un peu plus avancé (celui de la fig. 3, Pl. VI) de ces altérations cadavériques, tel qu'on l'obtient par exemple en laissant reposer 3 à 5 minutes l'œil énucléé, avant d'injecter la solution osmique, et tel qu'on l'observe encore par endroits dans une préparation traitée normalement, les fibrilles sont confluentes au niveau du noyau; la masse protoplasmique y présente cependant quelques petites lacunes, qui quelquefois (le noyau *n'*) lui donnent l'aspect d'un réticulum. Les fibrilles sont plus ou moins confluentes, et commencent à constituer un réseau protoplasmique, réseau bien accusé surtout au niveau du point de contact de trois cellules. On distingue toutefois encore le tonnelet *t* des fuseaux.

La fig. 2, Pl. VI, représente un stade ultérieur de ces altérations. Le réseau protoplasmique s'est prononcé davantage; les fibrilles les plus voisines sont devenues confluentes dans toute leur longueur, de sorte que les trabécules du réseau sont plus volumineuses. On remarquera dès maintenant qu'il y a tendance à la formation de lacunes allongées dont le grand axe est parallèle à celui des fuseaux et des tonnelets. Toujours pourtant, il existe des points de condensation du réseau protoplasmique, des espèces de centre d'attraction, d'abord au niveau des noyaux, puis au niveau des points de contact entre trois cellules voisines. Cette constatation nous expliquera un détail d'un stade d'altération ultérieur.

La fig. 6, Pl. VII (pigeon) représente un stade plus avancé encore, obtenu en injectant de l'eau pure dans la chambre antérieure, puis en traitant de la manière habituelle, après quelques minutes, par l'acide osmique. On l'obtient aussi en laissant reposer l'œil 5—10 minutes avant l'injection osmique. Le réseau protoplasmique s'est condensé davantage, particulièrement au niveau des noyaux.

Les noyaux entre-temps se sont plus ou moins déformés, et ils sont manifestement rejetés en dehors de la masse protoplasmique, contractée et épaissie.

Une altération plus avancée encore est reproduite dans la fig. 10, Pl. VII. Il s'agit d'un endothélium traité d'emblée par le nitrate d'argent. On obtient des apparences de ce genre (sauf que les polygones des lignes de contours sont moins accusés) en laissant reposer un œil un quart d'heure environ avant de faire agir l'acide osmique. Dans cette figure donc, les contours cellulaires polygonaux sont très visibles. Les mailles du réticulum protoplasmique se sont condensées encore plus que dans la fig. 1, Pl. VII. Plus d'apparence de la structure fibrillaire du protoplasme. La confluence des fibrilles a donné naissance à des espèces de câbles protoplasmiques, homogènes dans leur masse, partant des amas protoplasmiques situés au niveau des noyaux, et n'affectant entre eux que de rares anastomoses, situées presque sans exception aux points de rencontre entre trois cellules voisines, c'est-à-dire aux angles cellulaires, là où apparaît d'abord le réticulum plasmique. Exceptionnellement, on trouve une semblable anastomose ailleurs qu'à ces points de rencontre. — La filiation des grandes lacunes *b* dans les masses protoplasmiques centrales est facile à suivre depuis la fig. 3 et 2, Pl. VI, à travers la fig. 1, Pl. VII. Ce sont tout simplement des mailles du réseau protoplasmique qui ne sont pas effacées encore. Les noyaux *n* se sont très allongés, et sont rejetés en dehors de la masse protoplasmique plus ou moins globuleuse à leur niveau. — Les lamelles homogènes étant également colorées ici par le nitrate d'argent, le réseau protoplasmique se détache en blanc sur le fond obscur.

Enfin, nous avons jugé inutile de reproduire un stade encore plus avancé de ces altérations cadavériques. Les câbles de la fig. 5 (Pl. VII) se rompent successivement tous; le protoplasme se ramasse en une boule plus ou moins dentelée périphériquement. Ce stade a été décrit, ainsi que celui de la fig. 10, et même celui de la fig. 6, par divers auteurs, comme correspondant à l'état normal, alors que d'autres auteurs décrivent comme cellules endothéliales les seules lames homogènes, polygonales.

Une altération cadavérique très précoce du noyau est sa contraction, qui en amoindrit la circonférence et en augmente l'épaisseur. Ces noyaux semblent alors plus fortement colorés par le carmin. Chez le pigeon, le noyau est presque rond; il le devient tout à fait par la rétraction. Chez le lapin, le noyau est très allongé, souvent incurvé un peu d'un côté. Ici, une des premières déformations est l'exagération de cette échancrure latérale et la production d'une forme de biscuit.

3° *Excitation électrique des endothéliums cornéens.* — Les modifications précédemment décrites sont certainement pour une large part au moins un effet de la contractilité du protoplasme, représenté par les fibrilles, qui peuvent devenir plus ou moins confluentes passagèrement. Au moins le degré de la fig. 3, Pl. VI, et probablement même celui de la fig. 2, Pl. VI, sont susceptibles d'une restitution fibrillaire complète. Nous avons entamé des recherches pour déterminer le degré d'altération extrême compatible avec l'intégrité des cellules.

Il était intéressant de voir si l'électricité, cet excitant par excellence de la substance vivante, exerce une influence sur le système fibrillaire. A deux reprises, nous avons électrisé la cornée d'un œil de pigeon énucléé, en promenant à sa surface un électrode du charriot de du Bois-Reymond pendant que l'autre électrode restait fixe. La préparation nous offrit dans l'un et l'autre cas un développement extrême de l'état sinueux des fibrilles. Est-ce un effet de la contractilité mise en jeu par les secousses d'induction? Nous inclinons vers l'affirmative. On pourrait toutefois objecter que l'électrisation exige un certain temps, capable de provoquer à lui seul, dans certaines circonstances, les sinuosités de fibrilles. Nous n'oserions donc tirer une conclusion définitive de ces quelques expériences, trop peu variées.

4° *Altérations de l'endothélium cornéen par l'eau.* — Le contact de l'eau pure, même instantané, modifie profondément les endothéliums; il provoque l'état de la fig. 2, Pl. VI, et ceux des fig. 6 et 10, Pl. VII. Un contact de 1 à 2 minutes est certainement mortel pour eux. Après une action prolongée, on trouve généralement l'ensemble des endothéliums réticulés, sous forme d'une espèce de dentelle très compliquée, qui semble avoir été vue par certains auteurs et décrite comme quelque chose de normal. Les cellules tombent vers la fin du 2^e^ au 3^e^ jour au fond de la chambre antérieure sous forme de grands lambeaux irrégulièrement plissés et contournés. Ils disparaissent par voie de résorption. De ci, de là, on rencontre alors, à la face postérieure de la cornée, comme des îlots au milieu de l'océan, des noyaux isolés, entourés d'un nuage de protoplasme granulé. Ce doivent être là de rares cellules ayant résisté à l'action de l'eau, et rajeunies conformément à ce que nous avons dit plus haut. Ces cellules contribuent à reformer un nouveau revêtement endothélial, concurremment avec une invasion de cellules venant de la périphérie cornéenne, et dont nous allons parler à l'instant.

Pendant ce temps, la cornée se trouble, indiquant ainsi, conformément au résultat des expériences de Leber (¹), que

---

(¹) LEBER. *Arch. f. Ophthalm.* 1873, fasc. 2.

l'endothélium a cessé de s'opposer à l'imbibition de la membrane par l'humeur aqueuse.

La solution physiologique de chlorure de sodium est inoffensive pour les endothéliums. Il suffit cependant de descendre à la dilution de quatre pour cent pour voir reparaître les effets délétères de l'eau.

L'eau pure, distillée ou non, est donc un poison pour les endothéliums, tout comme pour toutes les cellules de la profondeur de nos organes.

5° *Altérations de l'endothélium cornéen au contact de diverses solutions.* — Nos recherches ont été entreprises originairement pour étudier les altérations éventuelles provoquées dans la chambre antérieure de l'œil par divers liquides qu'on y injecte souvent, notamment dans un but antiseptique.

Il s'est trouvé que de toutes les solutions employées, celle d'acide borique (eau 100 gr., acide borique 4 gr.) est la seule qui ne tue pas les endothéliums. Son innocuité la rapproche beaucoup de la solution physiologique de chlorure de sodium. Nous avons toutefois noté une injection ciliaire persistante, et quelques flocons dans l'humeur aqueuse. Cette innocuité relative, nous l'attribuons à la nature colloïdale de la solution boriquée, grâce à laquelle les phénomènes osmotiques entre la solution injectée et les sucs intracellulaires doivent être peu actifs. Il faut seulement admettre qu'à l'opposé des autres solutions, elle n'exerce pas d'action chimique sur les cellules endothéliales.

Les solutions des sels mercuriaux, employées souvent dans le but de désinfecter la chambre antérieure, frappent de mort toute la couche endothéliale de la cornée, sans en excepter une seule cellule, même si on dilue ces solutions au delà des limites en dedans desquelles leur action microbicide est bien sensible. Leur influence délétère est comparable à celle du nitrate d'argent. Une telle cornée, traitée après coup par l'acide osmique, n'offre plus rien de la structure fibrillaire des cellules endothéliales. Celles-ci sont uniformément granulées; le noyau, rétracté, ne se colore bientôt plus par le carmin. Tout cela est d'autant plus remarquable que les solutions de sublimé sont souvent employées pour fixer la structure intime des tissus.

D'abord, les cellules de l'endothélium cornéen se touchent encore. Après six heures et plus, elles se rétractent, se ratatinent, laissant des lacunes entre elles; leurs bords sont irrégulièrement arrondis et dentelés. Elles restent dans cet état pendant un jour ou deux, puis tombent, vers la fin du troisième jour, en larges lambeaux au fond de la chambre antérieure, où elles disparaissent par voie de résorption.

Entretemps la cornée est trouble, l'œil larmoie, et il y a une forte injection des vaisseaux ciliaires notamment.

C. — RÉGÉNÉRATION DE L'ENDOTHÉLIUM DÉTRUIT PAR LES DIVERS RÉACTIFS PRÉCÉDEMMENT INDIQUÉS.

La réparation de l'endothélium cornéen (et iridien, car l'iris est, dans ces circonstances, lui aussi dégarni de son revêtement endothélial) est très curieuse, notamment après les injections mercurielles. Nous venons de dire qu'aucune cellule endothéliale n'échappe à la mort. Vers la fin du troisième jour, il n'y a plus d'élément cellulaire endothélial à la face postérieure de la cornée ni à la face antérieure de l'iris. Et cependant, vers le commencement du 5^e^ jour au plus tard, chez le lapin (animal chez lequel nous avons fait la plupart de ces expériences), la cornée est garnie à sa face postérieure d'une couche endothéliale ininterrompue. D'où viennent ces cellules?

Au commencement du quatrième jour, nous voyons surgir à la périphérie extrême de la cornée des masses épaisses, granulées, sombres, situées par endroits sous les amas d'endothéliums morts. La structure plus intime de ces masses est d'abord impossible à déterminer. A l'extrême périphérie cornéenne, la masse (vue de face) est tellement riche en noyaux qu'elle semble en être formée exclusivement. En dedans de cette zone, il y en a une seconde, très sombre également, constituée par de larges traînées radiaires, nucléées également, mais déjà plus riches en protoplasme granulé. La structure plus intime de ces masses radiaires multinucléées est impossible à déterminer. Vers leur bord interne toutefois, elles s'amincissent et se résolvent en de grosses assises protoplasmiques granulées, allongées et multinucléées (fig. 9, Pl. VII), à grand axe dirigé de préférence vers le centre cornéen. Assez fréquemment on voit des espèces de brides protoplasmiques (*a*) jetées comme des ponts par dessus le restant de la masse.

La fig. 11, Pl. VII, reproduit un endroit encore plus central de ces masses protoplasmiques. Il y a là de grosses masses protoplasmiques, quelques-unes multinucléées, la plupart mononucléées, celles-ci par conséquent des cellules isolées, qui s'avancent en quelque sorte en tirailleurs au-devant des masses plus compactes, périphériques. Par endroits, ces cellules isolées affectent des anastomoses, deviennent plus ou moins étoilées. On en rencontre qui sont presque filiformes (*b*, fig. 11), avec un renflement au milieu pour loger un noyau. Par places, les éléments filiformes se pressent en rangs serrés, parallèles, avec leurs axes dirigés tous vers le centre cornéen.

Dans la zone plus périphérique (celle de la fig. 9), les gros protoplasmes sont beaucoup moins isolés. Ils constituent plutôt un réseau protoplasmique dont la masse est parsemée de noyaux (*n*). On dirait que les noyaux se multiplient sans que la séparation de la masse protoplasmique s'opère. Il y aurait là quelque chose qui ressemble à la multiplication des noyaux au sein de la masse vitelline (en dessous de la cavité de segmentation) de certains œufs de poissons.

Ce qu'il y a donc de remarquable, c'est qu'en ces endroits nous ne voyons pas de figures karyokinétiques.

Évidemment, nous surprenons là les endothéliums se multipliant d'une façon intense, et opérant un exode dont le point de départ n'est autre que l'angle cornéo-iridien. C'est d'ici que part la régénération, probablement aux dépens de cellules endothéliales profondément situées dans l'éponge constituée par le ligament pectiné de l'iris, et qui n'ont pas été atteintes par le poison. Il y a là un foyer très intense de formation cellulaire sous forme de masses de noyaux entourés périphériquement de peu de protoplasme. La masse de ce dernier s'accroît rapidement, à mesure que les parties glissent vers le centre cornéen. Toutefois, d'abord, les cellules ne sont pas isolées. Il s'agit plutôt d'une masse protoplasmique polynucléée.

Vers le bord interne, cette masse se résoud de plus en plus en cellules isolées, qui tendent à envahir toute la cornée.

L'émigration est tellement rapide que vers la fin du quatrième jour déjà, c'est-à-dire 24 heures après le début de l'exode, toute la cornée en est tapissée : un jour leur suffit pour franchir et occuper ce large espace.

En même temps, les cellules, de dimensions toujours gigantesques, commencent à se toucher sur tout leur pourtour, à devenir polygonales. Jusqu'à la fin du cinquième jour toutefois, on en rencontre qui recouvrent plus ou moins les voisines, à la manière des tuiles d'un toit.

L'absence constante de figures karyokinétiques dans ces processus à évolution si rapide est certes une chose étonnante. Ce n'est que vers la fin du 5^e^ jour et le 6^e^ jour qu'on en rencontre. A ce moment, les cellules deviennent moins volumineuses, c'est-à-dire augmentent de nombre, et finissent bientôt par avoir des dimensions normales.

Faut-il admettre que ces cellules se multiplient par division directe aussi longtemps qu'elles émigrent, et que la division indirecte ne survient que si les protoplasmes sont arrivés sur place, au but de leur pélerinage? L'effet de la division indirecte serait surtout de réduire les dimensions des cellules.

Nous inclinons plutôt à admettre qu'en réalité il n'y a pas de multiplication des cellules, ou plutôt des noyaux, pendant l'émigration. Nous avons dit plus haut qu'à la périphérie extrême, la masse protoplasmique est relativement petite par rapport à celle des noyaux, qui eux sont amassés en couche épaisse. Pendant l'émigration centripète, la masse protoplasmique augmenterait, mais non pas le nombre des noyaux. Quant à l'origine de cette énorme pullulation de noyaux à la périphérie, nous avons invoqué, sans avoir, il est vrai, de preuves directes à alléguer, une multiplication des endothéliums de cet endroit, qui auraient été préservés de l'action du sel mercurique. Du reste, à l'état normal, les cellules endothéliales de cet endroit sont beaucoup plus petites, et partant plus nombreuses, sensiblement plus pauvres en protoplasme, que sur le restant de la surface cornéenne. On dirait qu'il y a là normalement un état rappelant ce qui existe au moment de l'exode provoqué par notre cautérisation.

L'émigration des masses protoplasmiques à partir de l'angle cornéen se voit très bien sur une coupe antéro-postérieure de l'œil auquel on a injecté une solution de sublimé (à 1 sur 3000), trois jours auparavant. De l'angle cornéo-iridien (fig. 8, Pl. VII), on voit procéder deux processus protoplasmiques, infiltrés de noyaux, l'un sur l'iris, l'autre sur la cornée.

Le revêtement endothélial de la cornée (et de l'iris) se reforme donc à partir de la périphérie cornéenne, par émigration et glissement, à peu près comme l'épithélium cornéen se reforme dans les pertes de substance de la face antérieure de la cornée. (Voir plus haut.)

Lorsque l'endothélium cornéen a été détruit par l'eau pure, avons-nous dit, il reste par ci et par là, à l'instar d'un îlot isolé dans un océan, une cellule non détruite. Son protoplasme entoure le noyau sous forme d'un nuage délicat, finement granulé, sans apparence de structure fibrillaire. L'émigration, au sortir de l'angle cornéo-iridien, n'en a pas moins lieu dans ce cas.

Nous avons ainsi appris à connaître diverses circonstances dans lesquelles la structure fibrillaire des cellules endothéliales de la cornée n'existe pas, ou bien a disparu, pour reparaître plus tard. Il serait intéressant de connaître la manière exacte dont se reproduit cette structure. On saurait alors probablement la relation exacte qui existe entre elle et la structure rayonnée du globe d'attraction et du fuseau achromatique de la karyokinèse. Ce point mérite des recherches ultérieures. Tout ce que nous pouvons dire à cet égard, c'est qu'après destruction de l'endothélium par l'eau, la structure fibrillaire a reparu à la fin du cinquième jour, c'est-à-dire vers l'époque où la multiplication indirecte a pu faire sentir ses effets.

D. — STOMATES DANS L'ENDOTHÉLIUM DE LA FACE ANTÉRIEURE DE L'IRIS.

Nous n'avons pas réussi à déceler la structure fibrillaire dans l'endothélium de la face antérieure de l'iris.

Nous avons constaté dans cet endothélium chez le lapin albinotique un détail qui offre quelque intérêt, détail qui n'est signalé par personne, pas même par Koganeï (¹), bien que cet auteur se soit tout spécialement attaché à la description de ces éléments. C'est la présence de stomates bien caractérisés. On se rappellera que Fuchs (²) n'a trouvé les lacunes interstitielles de l'iris, et partant leurs ouvertures au fond des cryptes de la face antérieure de l'iris, que chez le seul homme.

Les stomates en question, nous les avons trouvés sur des iris albinotiques traités d'abord, pendant une demi-minute, par l'acide osmique, puis par le nitrate d'argent. La figure 7, Pl. VII représente un des plus grands de ces stomates. Elle montre clairement que contre le bord du stomate, certaines cellules, notamment celle vis-à-vis de la lettre *b*, se recourbent vers la profondeur, et que par conséquent il ne s'agit là nullement d'une lacune artificielle dans l'endothélium. Le fond du stomate n'est pas coloré par le nitrate d'argent ; il se marque donc en clair sur le fond obscur des endothéliums noircis. Celui de la figure 7 se voit à l'œil nu sur la préparation, sous l'apparence d'un point transparent. En plongeant le foyer du microscope dans la profondeur, on voit surgir des noyaux (*n*) faiblement accusés — notre préparation est colorée également par le carmin.

Le nombre, les dimensions et l'emplacement de ces stomates varient considérablement. On les rencontre la plupart aux environs de la pupille. Quelques-uns siègent à la périphérie iridienne. Une grande zone intermédiaire en est toujours dépourvue. Cela concorde parfaitement avec ce que Fuchs dit des ouvertures par lesquelles les fentes interstitielles de l'iris

---

(¹) KOGANÉI. *Arch. f. Mikr. Anat.* 1885, p. 1.

(²) FUCHS. *Arch. f. Ophthalm.* 1885, fasc. 3.

communiquent avec la chambre antérieure : ces ouvertures elles aussi ne se rencontrent qu'aux environs de la pupille et à la périphérie de l'iris ; elles respectent une large zone intermédiaire.

Nul doute aussi que nos stomates ne représentent chez un animal les homologues des ouvertures presque macroscopiques de l'homme. Chez le lapin, et en général chez les animaux, le système lacunaire en question est si peu développé qu'on ne le remarque guère sur des coupes transversales de l'iris.

La forme dominante des stomates est ronde. Il y en a cependant d'un peu allongés, ce qui peut dépendre de l'état de contraction ou de relâchement des parties environnantes. Les plus grands ont un dixième jusqu'à deux dixièmes de millimètre. Il y en a aussi de 20 à 80 μ seulement. — Nous en avons trouvé jusqu'à quinze éparpillés sur la zone pupillaire ; mais ce nombre peut être moindre. Nous en avons trouvé au plus trois sur le bord ciliaire de l'iris.

EXPLICATION DES PLANCHES VI & VII.

Toutes les figures sont dessinées avec l'objectif apochromatique à immersion dans l'huile, de Zeiss, 3mm, 1,40 d'ouverture; l'oculaire seul varie d'une figure à l'autre, sauf la figure 8.

PLANCHE VI.

Fig. 1. Endothélium cornéen du pigeon (oculaire apochr. nº 6). A droite, sur cinq cellules, les noyaux et les lamelles homogènes superficielles sont en place; partout ailleurs, ils sont enlevés.

f, *f*, fuseaux.

t, tonnelet.

a, *a*, continuité de deux tonnelets voisins, leurs fibres passant en dessous de ceux des fuseaux.

c, corpuscule central.

x, corpuscule rencontré quelquefois au point intermédiaire où s'adossent les fibres de deux fuseaux et celles d'un tonnelet.

B, irrégularité dans le parcours des fibrilles.

Fig. 2. Endothélium cornéen du pigeon (ocul. 8); stade assez avancé de l'altération.

n, noyaux.

f, *f*, fuseaux altérés.

r, *r*, réticulum situé au niveau du point de rencontre de trois cellules.

Fig. 3. Endothélium cornéen du serin (ocul. 8), stade d'altération moins avancé que celui de la fig. 2.

n, *n'*, noyaux.

f, *f*, fuseaux dont les fibres sont sinueuses et même plus ou moins confluentes.

t, tonnelet, reconnaissable encore comme tel, à fibres sinueuses.

r, réticulum au niveau du point de rencontre de trois cellules.

Fig. 4. Cellules endothéliales du pigeon avec noyaux enlevés (ocul. 6).

1 et 4, premier degré d'altération au niveau des noyaux; confluence des fibrilles à ce niveau.

3, confluence encore plus grande.

5, cellule où avec le noyau a été arrachée la couche fibrillaire sousjacente.

Fig. 5. Cellules endothéliales du pigeon (ocul. 4). Les noyaux sont en place, à l'exception d'une seule cellule à gauche, dont la lamelle homogène superficielle (*l*) est arrachée avec le noyau

f, *f*, fuseaux.

t, tonnelet.

c, corpuscule central.

x, corpuscule rencontré quelquefois au point de rencontre de trois cellules voisines.

PLANCHE VII.

Fig. 6. Cellules endothéliales du pigeon (ocul. 8). Altération très prononcée, par un repos de 5 minutes après l'énucléation.

n, noyaux.

a, anastomose de plusieurs filaments protoplasmiques à l'endroit où trois cellules se rencontrent.

Fig. 7. Fragment d'endothélium de la face antérieure d'un iris albinotique de lapin, coloré au nitrate d'argent (ocul. 2). Au centre un stomate.

n, noyaux au fond du stomate.

b, une cellule endothéliale colorée par l'argent et recourbée vers la profondeur, de manière qu'on ne voit qu'une partie de sa ligne de contour.

Fig. 8. Coupe antéropostérieure d'un œil de lapin, injecté depuis trois jours de la solution de sublimé. (Object. Hartnack 5, ocul. 2.) Régénération de l'endothélium cornéen et iridien à partir de l'angle cornéo-iridien.

c, cornée;

scl, sclérotique;

D, membrane de Descemet;

ch, *a*, chambre antérieure;

I, Iris;

x, masse protoplasmique, parsemée de noyaux, dans l'angle cornéo-iridien;

a, bourgeon endothélial s'avançant sur la cornée;

b, bourgeon endothélial s'avançant sur l'iris.

Fig. 9. Vue de face de la masse protoplasmique (de lapin) émigrant de l'angle cornéo-iridien, le 4e jour après injection de sublimé, portion prise contre le bord central de cettte masse. Protoplasmes confluents. (Ocul. 4, object. apochr.)

n, noyaux au sein de la masse protoplasmique;

b, lacunes dans cette masse;

a, bride protoplasmique passant au-dessus du reste.

Fig. 10. Endothélium cornéen du lapin (ocul. 6), montrant un degré avancé de l'altération. Cette cornée a été traitée d'emblée par le nitrate d'argent.

n, *n*, noyaux, allongés, rejetés de la masse protoplasmique ;

r, anastomose de deux filaments protoplasmiques, au point de rencontre de trois cellules;

b, *b*, lacunes dans le protoplasme, reste des mailles du stade de la fig. 2, Pl. VI;

c, ligne de contour des cellules.

Fig. 11. Bord interne de la masse protoplasmique qui émigre de l'angle cornéo-iridien (de lapin), au début du 4me jour après injection de la solution au sublimé dans la chambre antérieure (ocul. 4).

Cellules mononucléées, fusiformes (*b*) et étoilées (*a*), à côté d'autres masses protoplasmiques encore polynucléées.

Recherches sur l'organisation de Monobrachium parasiticum Méréjk.

PAR

Jules WAGNER.

(*Travail du laboratoire zootomique de l'Université de St-Pétersbourg.*)

(Planches VIII et IX.)

L'animal qui fait l'objet des recherches consignées dans le présent travail a été trouvé par Méréjkowsky (1) dans la baie de Kandalaksky (Mer Blanche) en 1877. Nordenskjöld rapporta de la Nouvelle Zemble, en 1876, quelques exemplaires de *Tellina calcarea* dont la coquille portait, dans sa partie postérieure, des colonies d'hydroïdes qui furent identifiés au *Monobrachium parasiticum* (2). Autant que je sache, ce sont là les seules localités où l'on ait signalé la présence de cet hydroïde. En 1887 et 1888, j'en ai recueilli de nombreux exemplaires dans la baie de Solowetzk, près des îles Baby-Loudy et Nowny-Loudy (3). Le mollusque qui porte les colonies est de petite taille : il dépasse rarement 16 m/m ; rien n'est donc plus facile que de préparer des colonies entières. Malgré le nombre considérable des colonies que j'ai eu l'occasion d'étudier, je n'ai trouvé que des gonophores à maturité complète ou à peu près. En abordant l'étude du *Monobrachium*, j'avais principalement en vue de rechercher l'origine des produits sexuels chez cette forme qui, à raison de sa simplicité relative, paraissait devoir se prêter particulièrement bien à l'étude de cette question. Cette simplicité résulte de ce que les gonophores, aussi bien que les hydranthes, naissent directement sur l'hydrorhize. Dans ces conditions, il est évident qu'il n'y a que deux alternatives : les éléments sexuels ne peuvent naître que dans le gonophore (auquel on peut rattacher le pédoncule qui le supporte) ou dans l'hydrorhize. Je regrette de n'avoir pas été à même de me procurer les divers stades du développement des gonophores ; je n'ai pu, à raison de cette lacune, élucider aussi complètement que je l'eusse désiré la question que j'avais en vue ; cependant, l'examen minutieux de mes préparations m'a permis d'arriver à des conclusions intéressantes, et j'ai cru bien faire en les publiant.

---

(1) C. Méréjkowsky. *On a new genus Hydroids from the White Sea.* Ann. and Mag. of Natur. Hist. 1877 September.

(2) Wilh. Leche. *Ofvergsigt öfv. de af Svenska Expeditionerna till Novaja Semlja och Jenissej* 1875 *o.* 1876 *insamlade Hafs-Mollusker.* Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, XVI, nº 2, p. 14.

(3) Voir la carte jointe à l'ouvrage de Nic. Wagner : *Les invertébrés de la Mer Blanche,* 1886, St-Pétersbourg (en russe).

Le présent travail a donc pour but d'abord de faire connaître plus complètement l'organisation du bel hydroïde découvert par Baréjkowsky, ensuite de fournir une nouvelle contribution au progrès de nos connaissances sur l'origine tant discutée des produits sexuels chez les Hydrozoaires.

I. — DESCRIPTION GÉNÉRALE DES COLONIES.

Les colonies de *Monobrachium* occupent la partie postérieure des coquilles de *Tellina*, tout autour des siphons (fig. 1). Bien que l'hydrorhize recouvre parfois le tiers du mollusque, les hydranthes et les gonophores sont toujours répartis autour des siphons. Il est à remarquer que, dans la plupart des colonies, le centre est constitué presque uniquement par des individus sexués (fig. 1, *G*), que plus à la périphérie, les gonophores, en moins grand nombre, sont mélangés à des hydranthes (*M*) et enfin qu'à la limite, se trouvent des formes spéciales, pour lesquelles je propose le nom de pseudonématophores (fig. 1, *N*, et fig. 2).

Ces zooïdes, par leur aspect extérieur, rappellent les tentacules à capitule, tandis que par leur structure intérieure, ils ressemblent aux jeunes rameaux des autres hydroïdes (comparez ma fig. 6 avec la fig. 8, pl. XXVIII, du travail de Jickeli, *loc. cit.*).

On pourrait peut-être considérer ces formes comme représentant de jeunes individus peu développés; mais le fait que je n'ai jamais rencontré de stade intermédiaire entre ces zooïdes et les individus adultes, semble s'opposer à cette supposition. Il ne faut cependant pas perdre de vue que, comme je l'ai déjà dit, je n'avais à ma disposition que des colonies adultes (c'est-à-dire toujours munies de gonophores mûrs) et que je n'ai jamais trouvé d'hydranthes jeunes; tous ceux que j'ai vus possédaient déjà une ouverture buccale et un tentacule complètement formé. Cela dépend probablement de l'époque à laquelle j'ai fait mes recherches : je n'ai, en effet, passé à la Mer Blanche, que les mois de juin et de juillet. Si l'on veut donc considérer ces formes spéciales comme de jeunes hydranthes, il faut admettre que le développement des zooïdes mangeurs n'a lieu qu'à des époques fixes de l'année, et que tous les individus qui, à ces moments, n'ont pas pu atteindre leur développement complet, c'est-à-dire être munis d'une ouverture buccale et d'un rudiment de tentacule, s'arrêtent à l'état que nous offrent les pseudonématophores. Il est possible que ceux-ci ne soient que des hydranthes incomplètement développés; mais il se peut aussi qu'ils soient une forme spéciale de zooïdes. C'est cette dernière manière de voir qui me paraît la plus vraisemblable.

Les pseudonématophores du *Monobrachium* représentent les “ spiralzooïds „ signalés par Allman chez *Podocoryne* et ceux qui ont été découverts par Wright, chez *Hydractinia* (¹). Ces formes ont été parfaitement étudiées par Grobben chez *Podo-*

(¹) *Edinb. New Philos. Journal*, vol. V, 1857.

coryne carnea (1). En 1882, Weissmann a décrit chez *Eudendrium racemosum* Cav., sous le nom de cnidophores (2), des zooïdes particuliers qui se trouvent sur les hydranthes eux-mêmes (voir sa fig. 2, J. I); et qui sont l'équivalent des pseudonématophores (comparez sa fig. 4, J. I, à ma fig. 6). En 1883, ce même auteur a montré que les cnidophores de *Podocoryne carnea* (3) protègent la coquille des Pagures contre l'invasion des petits animaux. Hamann (4) a trouvé chez *Podocoryne Haeckeli*, Hamann (5) des formes analogues qu'il a appelées “ *Machopolypen* „ (6); ici les colonies se rencontrent non plus sur des Pagures, mais sur de petites pierres et autres menus objets existant au fond de la mer (7); il est évident que les Machopolypes servent d'organes de défense. Enfin, dans ces derniers temps, Tichomiroff a découvert des cnidophores chez *Eudendrium armatum* (8).

On voit, par ce qui précède, que les pseudonématophores ont été décrits chez *Hydractinia echinata*, *Podocoryne carnea*, *Podocoryne Haeckeli*, *Eudendrium racemosum*, *Eudendrium armatum* et chez *Monobrachium parasiticum*. Les pseudonématophores du *Monobrachium* montrent par la structure de leur renflement terminal, vraie batterie de nématocystes (fig. 2 et 6), aussi bien que par le siège qu'ils occupent à la périphérie de la colonie, où se trouvent les parties jeunes de l'hydrorhize, qu'ils doivent remplir le rôle d'organes de défense. Ils se rapprochent beaucoup des nématophores par la présence de cette batterie de nématocystes, mais ils en diffèrent par l'existence d'un prolongement de la cavité gastrique; d'après les observations de Jickeli (1), de Weissmann (2) et de Méréjkowsky (3), cette cavité fait toujours défaut chez les vrais nématophores. En outre, les pseudonématophores ne possèdent pas de “ lobes mobiles „ ou plutôt l'ectoderme de leur tête ne produit pas de pseudopodes. Weissmann (4) n'admet pas l'existence de sarcode intercellulaire dans l'ectoderme des nématophores, voir sa fig. 7, Pl. VII, et, par suite, il ne croit sans doute pas non plus au “ lobe mobile „ de Méréjkowsky. D'après Hamann, chez *Podocoryne Haeckeli,* la cavité gastrique serait remplie de cellules semblables à celles qui constituent l'axe des tentacules (Bindesubstanz) (5); mais cette observation n'a été confirmée par aucun auteur; aussi, suis-je d'avis que la présence d'une cavité distingue les pseudonématophores des vrais nématophores. Par l'existence de ce prolongement de la cavité gastrique aussi bien que par l'absence d'un “ lobe mobile „, les pseudonématophores se rapprochent des hydranthes. Ils représentent une sorte de stade intermédiaire entre les hydranthes et les vrais nématophores, ce qui n'implique point d'ailleurs un rapport génétique entre les deux formes. Quelques auteurs cependant confondent ces deux espèces de zooïdes; c'est ainsi que Tichomiroff n'accepte pas l'opinion de Metschnikoff sur la fonction des nématophores, parce que ses expériences sur les cnidophores de *Eudendrium armatum* ne confirment pas les observations de Metschnikoff (6); mais on sait que Metschnikoff étudiait les nématophores de *Plumularia* et non les cnidophores. Dans le but de mettre fin à la confusion qui existe entre les deux noms cnidophores et nématophores, je me permets de désigner les individus à forme de nématophores, tels qu'on les rencontre chez *Hydractinia*, *Podocoryne, Eudendrium* et *Monobrachium*, sous le nom de *pseudonématophores* ou *pseudocnidophores.*

---

(1) GROBBEN. *Uber Podocoryne carnea.* Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1875. T. 72. I. Abth. p. 461 et suivantes.

(Comp. sa fig. 4, pl. I, à ma fig. 6.)

(2) A. WEISSMANN. *Uber eigenthüml. Organe bei Eud. racemosum. Cav.* Mittheil. d. Zool. Stat. zu Neapel. T. III, 1882, p. 4.

(3) *Die Entstehung d. Sexualzell. bei d. Hydromedusen.* Jena, 1883, p. 64-65.

(4) O. HAMANN. *Der Organismus der Hydroidpolypen.* Jenaisch-Zeitsch. T. XV, 1882.

(5) Id., *loc cit.*, p. 520.

(6) Id., *loc cit.*, p. 477.

(7) Id., *loc cit.*, p. 519.

(8) TICHOMIROFF. *Loc cit.*, p. 31. Pl. III, fig. 3 et 4.

---

(1) Jickeli. *Loc cit.* Morph Jahrb. T. VIII, 1882, p. 641.

(2) A. Weissmann. *Mittheil. der Zoolog. Station zu Neapel.* T. III, 1882. Voir aussi : *Die Entstehung d. Sexualzell.*, p. 176.

(3) C. Méréjkowsky. *Struct. et développ. d. nématoph.* Archiv. de Zoolog. expérim. X, 1882.

(4) Weissmann. *Die Entstehung d. Sexualzell. bei d. Hydromedusen*, p. 176.

(5) O. Hamann. *Loc. cit.*, p. 498 et 520.

(6) *Bulletin de la Société des amis des sciences naturelles de Moscou* (en russe T. 50.

Ce qui prouve encore que ces formes sont des zooïdes particuliers, c'est que lorsque des parties de la colonie avaient, par quelque cause mécanique, été dépouillées de la vase qui recouvre habituellement l'hydrorhize, ces parties étaient, ainsi que je l'ai constaté plusieurs fois, entièrement couvertes par des pseudonématophores.

En résumé, la fonction des pseudonématophores comme organes de défense me semble être démontrée : 1° par leur structure, 2° par leur situation à la périphérie de la colonie, 3° par leur apparition dans les cas spéciaux que je viens de signaler. Je ne puis toutefois m'expliquer la façon dont ils agissent : en effet, les jeunes Tellines que j'ai placées dans un aquarium rempli de vase s'y sont enfoncées complètement, ne laissant à découvert que leurs siphons ; elles ne portaient pas de *Monobrachium* et je n'ai pu, à mon grand regret, observer si des Tellines revêtues de colonies se comportent de la même manière.

Il est certain que cet hydroïde se nourrit des excréments des *Tellina* et les courants produits par les siphons amenant continuellement de l'eau fraîche, on pourrait voir dans le *Monobrachium* un commensal. D'un autre côté, il est possible qu'il s'agisse d'un cas de symbiose : en effet, si le mollusque portant le *Monobrachium* s'enfonce dans la vase, le tentacule devient inutile pour l'hydroïde, mais peut très bien servir à *Tellina.* Ce tentacule unique du *Monobrachium* a la faculté de s'allonger très considérablement, au point d'arriver à la surface de la vase et de prendre l'apparence d'un petit ver ; les animaux qui servent de nourriture au mollusque sont immédiatement entraînés dans le siphon, dès qu'ils commettent l'imprudence de s'approcher de cette proie imaginaire. De la sorte, la Telline recouverte de *Monobrachium* trouverait plus facilement sa nourriture et nous aurions là un cas de symbiose.

Quoi qu'il en soit, on ne peut regarder le tentacule de cet hydroïde ni comme un organe de défense, car il est très pauvre en nématocystes, ni comme un organe de préhension, car il est peu mobile malgré sa longueur. Il est à remarquer d'ailleurs que l'hydranthe est déjà suffisamment armé par la présence d'une couche de nématocystes un peu au-dessous de l'ouverture buccale. Dès que l'on touche l'animal, on le voit se contracter vivement et fermer complètement la bouche ; par ce mouvement, l'anneau de nématocystes est entraîné vers le haut, de telle sorte que la partie antérieure de l'hydranthe forme une espèce de massue munie d'une batterie de nématocystes à son extrémité.

Méréjkowsky décrit l'hydrorhize comme une masse uniforme (1) ; cette partie de la colonie est en réalité composée d'une agglomération de tubes, pourvus d'un périsarc, se ramifiant et s'anastomosant entre eux ; souvent des tubes voisins se fusionnent et l'on voit alors dans une même enveloppe de périsarc deux ou plusieurs tubes cœnosarcaux.

Les couches superficielles de la coquille de Telline deviennent tellement friables, dans les points qui portent les colonies, qu'en enlevant les tubes de l'hydrorhize, on arrache en même temps des particules de la coquille.

L'hydranthe de *Monobrachium* a une forme cylindrique et présente une grandeur considérable, comparativement aux autres hydroïdes (de 1,25 millim. à 2 millim.). Il possède dans son tiers supérieur un tentacule unique qui, à l'état d'extension, atteint quatre fois la longueur du corps de l'animal. Méréjkowsky (2) explique le développement excessif de cet organe par le fait qu'à lui seul il remplirait les fonctions de quatre tentacules. Cette interprétation ne me paraît pas fondée, car elle ne motiverait pas la disparition des trois autres appendices. Méréjkowsky (page 226, *loc cit.*) trouve la preuve de l'existence de quatre de ces organes dans la structure des gonophores et il suppose que trois d'entre eux sont devenus inutiles. S'il en était ainsi pourquoi le tentacule restant se serait-il allongé de façon à suppléer à l'atrophie d'organes superflus. Comme je l'ai déjà dit, il est peu probable que le *Monobrachium* puisse se servir de son tentacule pour saisir sa nourriture, enfoui qu'il est dans la vase. Il me paraît beaucoup plus naturel de rechercher la cause de ce développement extraordinaire dans les circonstances qui ont produit également l'allongement si considérable des siphons des Tellines. La Telline qui porte les colonies de *Monobrachium* s'enfonce dans la vase, à la surface de laquelle l'une étale ses siphons et l'autre, son tentacule; mais, comme un organe de préhension est inutile à l'hydroïde, trois des appendices ont disparu, tandis que le quatrième s'est allongé et a pris l'apparence vermiforme. Cette atrophie et ce développement anormal sont donc deux phénomènes tout à fait indépendants l'un de l'autre.

---

(1) *Ann. and Magaz. of Natur. Hist.* 1877, p. 220.

(2) *Loc. cit.*, p. 221.

Bien que l'on n'aperçoive extérieurement aucun indice d'hypostome à l'extrémité de l'hydranthe, comme l'avait déjà remarqué Méréjkowsky, je conserverai cependant cette dénomination parce que la structure de cette partie est analogue à celle de l'hypostome des autres hydroïdes.

On ne trouve aucune trace de calice; le périsarc de l'hydrorhize se continue insensiblement dans le périsarc de l'hydranthe et diminuant de plus en plus, devient la mince cuticule qui revêt le polype entier. A sa base, l'hydranthe est, comme l'hydrorhize, recouvert d'une couche de vase.

Pour terminer cette description générale de la colonie, je ne crois pas superflu de mentionner trois cas d'anomalie que j'ai rencontrés : dans l'un deux, qui s'est présenté plusieurs fois, le tronc ne portait pas le moindre indice de tentacule; dans un autre, j'ai observé un individu muni de deux ouvertures buccales bien formées; enfin j'ai trouvé un polype complètement développé, mais sans ouverture buccale à son extrémité, quoique un examen attentif m'en montrât une ayant l'aspect d'un bourgeon proéminent et placée de côté, près du tentacule.

H. Price (¹) a démontré que les hydranthes “ polystomates „ de *Cordylophora lacustris* doivent cette anomalie à des blessures produites par des crustacés munis de pinces.

II. — Structure histologique des Hydranthes.

L'ectoderme des hydranthes et des pseudonématophores est constitué par des cellules musculo-épithéliales. L'épithélium est plus épais sur le corps de l'hydranthe (fig. 3), où les cellules atteignent à peu près 0.0291 millim. de hauteur, et plus mince sur le tentacule (fig. 9). Les cellules ectodermiques les plus élevées se trouvent dans la tête des pseudonématophores (fig. 6, 0,0624 millim.). En cet endroit, beaucoup de ces cellules changent d'aspect : leurs bases s'amincissent, tandis que leurs extrémités périphériques s'élargissent graduellement (fig. 6, *a*), ce qui est dû à la forme plus ou moins sphérique de la tête du pseudonématophore.

Les cellules dont je parle sont désignées sous le nom de cellules de soutien (Stützzellen des auteurs allemands). Toute cellule ectodermique semble pouvoir se transformer en cellule de soutien; il s'ensuit que cette dénomination est tout à fait arbitraire. Les cellules ectodermiques de la base de l'hypostome sont aussi transformées en “ cellules de soutien „.

Le contenu des cellules ectodermiques est finement granulé et devient d'un brun intense par l'action de l'acide osmique. Les noyaux (0,0125 millim.), placés presque au centre, ont une forme arrondie, un peu allongée dans le sens de la longueur de la cellule. Le nucléole est tantôt absent, tantôt nettement dessiné (fig. 9). Il me semble que les réactifs modifient la structure du noyau, car les nucléoles sont presque toujours très apparents (fig. 9) lorsque les objets ont été traités par un mélange d'acide osmique et d'acide chromique, tandis

---

(¹) H. Price. *Polystomatous condition of Cordyl. lacustris.* Quart. Journal, v. XVI, N.-S. 1876, p. 25.

qu'ils ne sont ordinairement pas visibles par l'action du sublimé (fig. 2) et du liquide de Perenyi.

Les rapports entre les cellules et leurs fibres musculaires longitudinales sont les mêmes que chez les autres hydroïdes.

Près de la base de l'hydranthe, au point où celui-ci se continue dans l'hydrorhize, les cellules ectodermiques présentent des vacuoles : la plus grande partie du contenu cellulaire semble être refoulée vers le périsarc, tandis que le reste tapisse, en mince couche, la membrane propre ; ces deux parties sont reliées par des filaments protoplasmiques. Les noyaux se montrent parfois dans la couche externe et ils changent alors de position, leur axe longitudinal devenant parallèle à la surface de l'hydranthe. On peut considérer ces cellules comme des éléments en voie de dégénérescence; elles sont surtout abondantes dans l'ectoderme de l'hydrorhize.

La couche sous-épithéliale de l'ectoderme fait presque complètement défaut sur le corps de l'hydroïde, sur le tentacule et sur les pseudonématophores ; elle est, au contraire, bien développée à la base de l'hydranthe et en beaucoup de points de l'hydrorhize. A la coupe, celle-ci montre un grand nombre de noyaux dont la disposition indique plusieurs couches de cellules à contours invisibles ; entre les noyaux se trouvent çà et là des capsules de nématocystes.

La couche sous-épithéliale de la base de l'hydranthe, des gonophores et de plusieurs points de l'hydrorhize est littéralement bourrée de ces capsules aux divers stades de leur développement. D'un autre côté, je n'ai jamais observé de jeunes capsules, ni sur le corps des hydranthes, ni sur les têtes des pseudonématophores. Cette absence de jeunes nématocystes dans le corps des hydranthes a déjà été constatée (¹) et l'on a cherché à s'expliquer le mode d'apparition de ces éléments (²).

(¹) Jickeli a constaté leur absence chez *Cladonema*, *Coryne*, *Gemmaria*, *Campanularia*, *Obelia*, *Plumularia*, *Lofoëa*, *Eudendrium*.

(²) Jickeli. *Ueb. d. histol. Bau. V. Eudendrium. Ehrbg. und Hydra.* Morphol. Jahrb. T. VIII, 1882, p. 379.

Il est certain que la totalité des nématocystes qui, complètement développés, seront nécessaires à la vie de l'hydranthe, se trouve déjà dans le bourgeon de l'hydroïde. Je pense que l'animal possédant toujours plus de nématocystes qu'il n'en a besoin, l'hydrorhize ne contribue pas à en augmenter le nombre. On peut voir sur la fig. 3 (qui représente une coupe transversale de l'hydranthe dans la région du cercle des nématocystes) que la plupart de ces formations n'arrivent pas à la surface et ne peuvent fonctionner si l'on vient à toucher l'hydroïde ; la preuve en est donnée par la présence dans leur intérieur du filament enroulé, lequel n'a pas même été projeté par suite de l'action du réactif employé (solution concentrée de sublimé chauffée à 50° C.). Un seul nématocyste a lancé son filament (*a*). D'autre part, la même figure montre que trois de ces éléments seulement touchent à la surface. A mesure que les nématocystes les plus superficiels ont projeté leur dard, d'autres arrivent à la surface pour les remplacer. La plupart des capsules restent dans l'hydrorhize, sans fonctionner, pendant toute la vie de l'animal. Grâce à cette circonstance, les diverses parties de l'hydrorhize peuvent, à tout instant, donner naissance soit à un nouvel hydranthe, soit à un pseudonématophore abondamment pourvus l'un et l'autre de nématocystes. Ces éléments dispersés çà et là, en petit nombre, sur le corps du *Monobrachium* sont très abondants dans les têtes des pseudonématophores et à la base de l'hypostome où ils forment un véritable anneau. Les coupes pratiquées en ces points intéressent souvent les cellules dans toute leur longueur et l'on voit alors très distinctement le prolongement central de la cellule ; il est d'apparence fibrillaire et l'on peut parfois le poursuivre jusqu'à la membrane propre (fig. 3 *b*, et 5).

Je n'ai jamais pu constater une union entre les fibres musculaires et ce prolongement qu'il est plus rationnel de considérer comme muscle ou simplement comme filament de la membrane cellulaire, que comme nerf.

Les noyaux des cellules à nématocystes ne présentent aucune régularité quant à leur situation. Ils ont la forme d'une calotte semi-elliptique, dont la base repose sur la capsule; en coupe transversale, ils ont l'aspect de triangles (fig. 3). Ils se colorent plus fortement que ceux des cellules ordinaires de l'ectoderme et, à leur intérieur, on peut toujours observer un nucléole d'assez grande dimension. Ce qui les caractérise encore, c'est leur structure presque homogène, tandis que les noyaux des cellules épithéliales sont nettement réticulaires (c'est-à-dire que les granulations de la chromatine sont très distinctes).

Monobrachium ne possède qu'une seule sorte de nématocystes : ce sont des capsules de forme ovoïde (0,0208$^{\text{mm}}$ de long sur 0,0125 de large) renfermant un filament enroulé en spirale, dont la base, légèrement renflée, présente plusieurs fortes épines; ce filament est traversé, dans toute sa longueur, par une ligne spirale (1). Il est à noter que ces capsules n'ont pas de cnidocils. On sait que chez les hydroïdes à tentacules renflés à l'extrémité, les nématocystes ont la forme d'un haricot (2) et sont dépourvus de cnidocils; une seule exception a été observée par Korotneff (3), chez *Myriothela*, où les nématocystes sont de grande taille, de forme ovoïde, avec un filament plié et non enroulé en spirale, filament que cet auteur considère comme un organe de sens (4). Par ce qui précède, on voit que les nématocystes de *Monobrachium* constituent une sorte de stade transitoire entre les capsules à filament plié et les capsules habituelles.

Il est évident que ces organes peuvent fonctionner sans l'aide de cnidocils; on ne doit donc pas considérer l'absence de cnidocils chez *Monobrachium* comme constituant un caractère primordial : il est plus probable que ces éléments ont existé jadis et ont disparu dans la suite, à cause du séjour de l'hydroïde dans la vase.

---

(1) v. LENDENFELD. *Cyanea anaskala*. Zeitsch. f. Wiss. Zool. T. 37, 1882, p. 479. Pl. XXIX, fig. 29.

(2) JICKELI (*Der Bau der Hydroïdpol*) les décrit chez *Cladon. radiatum* (p. 602), *Coryne Greffei* (p. 607) et *Gemmaria implexa* (p. 614).

(3) A. KOROTNEFF. *Essai d'une étude comparée des Coelentérés* (en russe). Part. II. Bulletin de la Société des amis des Sciences naturelles de Moscou. T. 37, 1880, p. 17.

(4) Ibidem, p. 19.

Souvent j'ai rencontré, dans l'hydrorhize, des nématocystes incomplètement développés, avec un filament court, faisant saillie à la surface (fig. 4). Jickeli a déjà décrit de semblables capsules (¹); il les considère comme de jeunes phases du développement et il croit que, au début, le filament se trouve en dehors des nématocystes et que ce n'est que plus tard, par suite de la différence qui existe entre la pression extérieure et la pression intérieure, que ce filament rentre dans la capsule.

Quant à moi, je suis plutôt disposé à y voir des produits artificiels, surtout si je tiens compte de la présence de vacuoles dans leur contenu (fig. 4), vacuoles remplies d'un liquide qui ne change pas par les matières colorantes. Je pense que par l'action des réactifs, des capsules encore jeunes peuvent projeter à l'extérieur une partie seulement de leurs filaments.

En général, l'ectoderme des hydranthes, comme celui des pseudonématophores, se distingue par le faible développement de la couche sous-épithéliale; aussi n'ai-je pu trouver chez *Monobrachium* aucun indice de cellule ganglionnaire, quelle que fût la méthode employée.

Je ne me baserai pas là-dessus pour nier d'une façon absolue l'existence de cellules nerveuses chez cet hydroïde, car ce résultat négatif pourrait être attribué à l'état très imparfait des procédés de recherche actuels. Les noyaux de l'ectoderme avaient tous la même structure et, si parfois on constatait quelque légère variation, la présence de tous les stades transitoires possibles montrait qu'il ne fallait pas en tenir compte : l'absence ou le faible développement des cellules ganglionnaires différenciées s'expliquerait parfaitement par le mode de vie du *Monobrachium*.

Il est tout naturel que si le système nerveux central fait

(¹) JICKELI. *Ub. d. hist. Bau v. Eudendrium*, p. 399.

pour ainsi dire défaut, les organes périphériques de perception doivent également manquer; en effet, je n'ai trouvé chez *Monobrachium* aucune cellule de sens (Sinneszellen). On rencontre parfois dans l'ectoderme de l'hydranthe un ou deux noyaux accolés à la membrane propre; je ne pense pas qu'on doive les considérer comme des noyaux de cellules nerveuses, mais bien plutôt comme appartenant à de jeunes cellules ectodermiques.

Les dernières cellules ectodermiques à signaler sont les éléments glandulaires qui existent dans les pseudonématophores où ils forment, autour de la base de la tête (fig. 6, *c*, *c*.), un anneau identique à celui que décrit Jickeli chez *Eudendrium ramosum* L. (1) et Weissmann chez *Eudendrium racemosum* et chez *Eudendrium capillare* (2). La surface extérieure de ces cellules est couverte de protubérances; leurs noyaux, à part une légère différence de grandeur, ne se distinguent en rien de ceux des cellules ectodermiques ordinaires; leur contenu, au contraire, se colore plus fortement par l'acide osmique et par le carmin. Les cellules glandulaires ne sont sans doute qu'une variété locale des cellules ectodermiques et, comme elles apparaissent ordinairement dans les parties de l'hydroïde où le développement est le plus énergique, à l'extrémité des nouveaux rameaux, par exemple, on peut en conclure que l'accroissement des pseudonématophores se fait probablement à la base de la tête.

En résumé, l'ectoderme des hydranthes et des pseudonématophores de *Monobrachium* porte des traces évidentes d'atrophie due au parasitisme : 1° absence de la couche sous-épithéliale, 2° manque d'éléments nerveux, 3° défaut presque complet d'une différenciation dans les cellules.

L'endoderme des hydranthes est constitué par des cellules de très grande dimension reposant sur des fibres musculaires circulaires.

---

(1) Jickeli. Ibidem, p. 378.

(2) A. Weissmann. *Ueber eigenthüml. Organe*..... p. 7.

Les cellules endodermiques ont des limites à peine visibles du côté de la cavité gastrique, où elles forment ce que l'on appelle un syncitium ; du côté externe, on distingue mieux les contours cellulaires, et cela grâce aux épaississements de la membrane propre. Le fait que les extrémités internes de ces cellules se confondent est dû à la façon dont elles prennent la nourriture solide (nutrition interstitielle) : deux ou plusieurs cellules voisines émettent des pseudopodes qui se touchent et se fusionnent. De cette manière apparaît une couche protoplasmique digestive, toute remplie de particules nutritives et autres, et recouvrant entièrement la surface interne de la cavité gastrique. Cette structure de l'endoderme provient de la fonction de nutrition de la cavité gastrique : en effet, les cellules endodermiques de l'hydrorhize sont déjà mieux limitées et dans les pseudonématophores, où la nourriture solide ne peut plus arriver, les contours cellulaires sont tout à fait distincts (fig. 6).

Les corpuscules ou granulations que l'on trouve dans les cellules endodermiques sont ordinairement de forme irrégulière (fig. 7 et fig. 8, *a*), très réfringentes, ce qui leur donne un aspect de substance grasse, et elles se colorent plus ou moins fortement par le carmin ; cependant celles dont les bords sont effacés ne se colorent que très peu (fig. 8, *b*). Il est facile, avec de faibles grossissements, de confondre certaines de ces granulations avec les noyaux cellulaires (fig. 8), et ce n'est qu'à l'aide de forts grossissements que l'erreur peut être évitée, par suite de la structure caractéristique des éléments nucléaires. Quelques-uns de ces corpuscules présentent un aspect particulier (fig. 20) : ils sont de forme globulaire et à contours assez diffus ; la partie centrale se colore d'une façon très intense, tandis que des rayons plus pâles partent du centre vers la périphérie. Ils ont probablement quelque rapport avec la digestion et surtout avec les substances sécrétées par les cellules.

Le protoplasme et les noyaux des cellules digestives de l'endoderme, chez les hydranthes, ne se distinguent des cellules ectodermiques ni par leurs propriétés optiques, ni par leurs réactions micro-chimiques. Toutefois les noyaux des cellules endodermiques sont habituellement ronds et non ovalaires comme dans l'ectoderme.

L'hypostome présente un autre genre de cellules (fig. 3 et 7). Ces cellules sont très allongées; leur protoplasme est plus grossièrement granulé, se colore plus fortement et ne possède pas de corpuscules ; à leur base, on observe presque toujours des vacuoles (fig. 7), de sorte qu'en ces points, les limites cellulaires deviennent peu distinctes, tandis qu'elles sont toujours très nettes dans la partie tournée vers la cavité gastrique. Les noyaux sont situés vers la base, entre les vacuoles et sont très rapprochés les uns des autres ; sur une coupe transversale, leur ensemble apparaît sous forme d'anneau (fig. 3). Ils sont homogènes et moins grands que dans les cellules digestives ; ils se distingent surtout par leur forme irrégulière, souvent anguleuse. Une autre particularité de ces cellules consiste dans la propriété que possèdent leurs cils vibratiles de se conserver après l'action de l'acide osmique, tandis que, dans les autres régions du corps, les cellules endodermiques les perdent sous l'influence de ce réactif. On doit attribuer ce fait à une plus grande consistance des cils vibratiles dans l'hypostome et y voir la preuve de la fonction prédominante de ces cellules : le transport de la nourriture. Ces cellules forment les ténioles caractéristiques de l'hypostome des hydranthes; ils sont au nombre de quatre, rarement de cinq chez *Monobrachium* et affectent la forme de crêtes. On rencontre dans ces renflements, parmi les cellules allongées ordinaires, des éléments en forme de minces bandelettes qui s'imprègnent fortement par les matières colorantes et brunissent par l'acide osmique (fig. 7, *a*, *a*, *a*). Le contenu de ces bandelettes est assez grossièrement granulé. Je pense qu'il s'agit ici de cellules glandulaires, analogues à celles qu'a décrites Jickeli, chez *Eudendrium* (1). Il ne m'a pas été possible d'obtenir de coupe entière d'une de ces cellules; il est probable que les bases, qui se perdent dans la région des vacuoles, sont très effilées et que la cellule ne devient plus large qu'à partir du noyau. Cette sorte de cellules ne montre jamais de cils vibratiles.

---

(1) *Ibidem*, p. 386.

Les cellules endodermiques de la cavité gastrique se transforment insensiblement dans les cellules du tissu axial du tentacule. Chez presque tous les autres hydroïdes, ce tissu est séparé de l'endoderme par la membrane propre; *Tubularia* pourtant fait naître quelque doute sous ce rapport (¹). C'était jusqu'ici, parmi les hydroïdes, le seul genre dont les tentacules, privés d'un canal gastro-vasculaire, renferment un tissu axial composé non d'une rangée de cellules, mais de plusieurs rangées parallèles. Chez *Monobrachium* les cellules axiales sont également sur plusieurs rangs, mais elles sont disposées sans aucun ordre apparent (voir fig. 9, une coupe verticale à travers un tentacule). De plus, il n'y a point de limite tranchée entre ce tissu et l'endoderme de la cavité gastrique (fig. 8).

Lorsque les cellules axiales sont sur un rang, comme cela a lieu chez la plupart des hydroïdes, elles sont séparées de l'endoderme de la cavité gastrique par une membrane anhyste; chez *Tubularia* où elles sont sur plusieurs rangs, cette membrane n'existe peut-être pas ou tout au moins elle est très peu apparente, enfin chez *Monobrachium*, la membrane fait complètement défaut.

Sur une coupe longitudinale du tentacule, on observe toujours deux rangées de cellules et l'on pourrait croire, en examinant la fig. 8, que ces cellules forment des rangées régulières; ce serait erroné, car certaines coupes transversales montrent cinq cellules, tandis que d'autres en offrent davantage (sur la coupe représentée fig. 9 on en voit 8).

Tout le protoplasme des cellules axiales s'accumule vers leur

---

(¹) Voir TICHOMIROFF (*Loc. cit.*, p. 26), bien qu'il refuse aussi aux petits tentacules d'avoir leur tissu séparé de l'endoderme. Pl. II, fig. 1, b_2.

extrémité centrale (fig. 9) ; le noyau se trouve au contraire à la périphérie. Le protoplasme est plus grossièrement granulé que dans les cellules endodermiques de la cavité gastrique, mais cette différence est peu importante car on trouve toutes les phases de transition possibles. La membrane cellulaire qui, dans les cellules axiales typiques est d'habitude fortement développée, n'existe chez *Monobrachium* qu'à la périphérie des cellules (fig. 8, *c*), tandis que les parties centrales, par lesquelles les cellules se touchent, semblent être confondues en une même masse ; du moins on n'aperçoit pas de limites cellulaires en ces points, même sur des coupes faites à travers des objets dont la membrane propre s'était beaucoup gonflée à la suite d'une longue macération. Le centre du tentacule est donc occupé par un axe protoplasmique (*d*). Souvent, à la base du tentacule, une partie de cet axe (fig. 8, *e*) se montre dépourvue des granulations propres au protoplasme des cellules axiales : on dirait que la cavité gastrique pénètre dans le tentacule sous forme d'un cul-de-sac à contenu liquide plus ou moins granulé. Je n'ai pu me rendre compte de ce phénomène.

Quant aux particularités que présente la structure du tentacule de *Monobrachium*, elles s'expliquent facilement : un tentacule aussi long ne peut être formé, à son intérieur, d'une seule rangée de cellules ; il doit en renfermer un grand nombre disposées sans ordre. Le rôle de ces cellules est de servir, d'une part, à soutenir le tentacule, d'autre part, à transporter les liquides nourriciers. Les cellules du tissu axial situées à la base du tentacule reçoivent les substances élaborées par les cellules gastriques; de là, la nourriture passe dans les cellules axiales voisines, pour arriver peu à peu jusqu'à l'extrémité du tentacule. Comme ici il n'existe pas de voies intercellulaires, les éléments nutritifs ne sont transmis que par le protoplasme et la disposition la plus favorable pour ce but est justement celle que nous offre *Monobrachium :* la plus grande partie du protoplasme des cellules axiales s'accumule vers le centre du tentacule, c'est-à-dire au point où convergent toutes les cellules et y forme une masse disposée en ligne droite. Si les cellules axiales étaient uniquement composées de protoplasme, une semblable disposition cellulaire présenterait peu ou point d'avantages; mais, comme les cellules axiales doivent, pour donner plus de solidité au tentacule, être de grande dimension et comme la plus grande partie de leur contenu, dans le but d'économiser les matériaux plastiques, est constituée par une substance aqueuse (élément mécanique), on ne peut méconnaître un avantage réel dans la façon dont sont disposées les cellules ainsi que le plasma du tissu axial. Sous ce rapport, *Monobrachium* présente un stade intermédiaire entre les hydroïdes à tentacules creux et ceux dont les tentacules sont pleins. En effet, si nous supposons que les cellules de l'épithélium interne des tentacules de *Hydra* deviennent plus volumineuses, au point de se toucher au centre de l'organe par leurs extrémités, nous aurons la disposition réalisée chez *Monobrachium*.

Pour terminer la description histologique de l'hydranthe, il ne me reste qu'à dire quelques mots de la membrane propre et du périsarc.

La membrane propre est assez peu développée. Dans l'hydrorhize, elle est à peine visible, mais devient plus apparente dans les hydranthes. Elle forme des espèces de protubérances ou de crêtes entre les cellules ectodermiques et surtout entre les cellules endodermiques, de telle sorte que si on enlève toutes les cellules, la surface de cette membrane montre, nettement dessinés, les contours des bases cellulaires. Cet aspect ne se voit pourtant que dans la région moyenne de l'hydranthe; il a à peu près disparu dans le voisinage de l'hypostome. La membrane paraît simple; elle ne montre aucune trace d'une structure fibrillaire due à la présence des fibres musculaires longitudinales dans l'ectoderme ni à celle des fibres circulaires dans l'endoderme (Jickeli, chez l'hydre) (1). Le carmin colore ordinairement cette membrane assez fortement.

La mince cuticule qui recouvre les hydranthes et les pseudonématophores devient, à la base de l'hydranthe, comme nous l'avons dit, peu à peu le périsarc de l'hydrorhize, lequel prend ici une coloration jaune. On peut y distinguer trois couches : une interne, une moyenne et une externe. Il n'existe aucun rapport déterminé entre l'épaisseur de ces diverses couches. Parfois leur nombre s'élève à quatre ; c'est lorsque dans l'hydrorhize on en trouve déjà plusieurs.

---

(1) Jickeli. *Loc. cit.*, fig. 12 et 13, pl. XVIII.

III. — Les Gonophores.

Les gonophores de *Monobrachium* ont une forme ovoïde ; ils sont placés sur de courts pédoncules. Sur le vivant, on n'aperçoit, à travers la gonothèque, que quatre bandes obscures, de couleur verdâtre, qui représentent les quatre canaux radiaires ou plutôt leur épithélium ventral.

Le sommet de la gonothèque ne porte aucun orifice. Les gonophores renferment une méduse presque complètement développée. Pour étudier en détail la méduse, il est nécessaire de l'enlever de la gonothèque, ce qui est assez difficile, ou mieux de pratiquer des séries de coupes. C'est cette dernière méthode que j'ai adoptée.

L'ombrelle de la méduse présente une forme ellipsoïdale. L'ectoderme du sous-ombrelle se continue dans l'ectoderme du pédoncule. La cavité de l'ombrelle n'est pas apparente, à raison de la constriction de l'ombrelle. Cette cavité ne fait son apparition que dans les gonophores mûrs.

Une saillie que l'on observe (fig. 14 *sp.*) à la base du gonophore proémine dans la cavité de la cloche : c'est le rudiment du manubrium ; Méréjkowsky ne l'a pas vu. A la naissance du spadice se voit une petite excavation qui est le rudiment de la cavité gastrique ; il en part quatre canaux radiaires. Sur la fig. 13, qui représente une partie d'une coupe transversale d'un gonophore, nous voyons les sections de deux de ces canaux. Les canaux radiaires (*r. c.*) sont fortement développés, tandis que le canal circulaire, qui en général l'est très peu (fig. 10 *c. c.*), ne possède chez certaines méduses aucune cavité.

Il existe deux sacs sexuels accolés à chacun des canaux radiaires (fig. 13 *s. sc.*). Méréjkowsky (1) dit que primitivement la méduse n'est munie que de quatre amas génitaux qui, par la suite, se divisent chacun en deux. Je ne puis confirmer l'assertion de cet auteur; du reste ce mode de développement n'existerait pas.

Les tentacules de la méduse (fig. 10 *tn.*) sont à l'état rudimentaire et ne renferment aucune cavité à leur intérieur, contrairement à l'opinion de Méréjkowsky (2). Le velum est bien développé (fig. 10 *vl.*).

Passons maintenant à l'étude histologique de la méduse.

L'épithélium de la face supérieure de l'ombrelle est constitué par des cellules assez élevées, comparativement aux cellules aplaties des autres méduses (3). Ces cellules sont, en outre, entièrement remplies de protoplasme (4), ce qui est dû certainement, comme le montre le développement, à l'absence de substance gélatineuse dans l'ombrelle; en effet, chez les jeunes méduses, dont les parois de la cloche sont très minces, les cellules de la surface de l'ombrelle sont en même temps plus riches en protoplasme. Ces cellules ne présentent aucune particularité ni pour leur forme, ni pour leurs noyaux; certaines d'entre elles renferment parfois des capsules de nématocystes qui, à part une légère différence de grandeur, ne paraissent se distinguer en rien de celles des hydranthes. Je n'ai observé les capsules que sur des méduses traitées par différents réactifs, aussi ne puis-je rien dire relativement aux cnidocils. Je remarquerai que je n'ai trouvé dans l'hydrorhize qu'une seule espèce de capsules. Dans la méduse de *Monobrachium*, ces éléments sont peu abondants et ne forment jamais d'agglomération.

---

(1) Méréjkowsky. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 1877, p. 233.

(2) *Ibid.*, p. 222.

(3) O. et R. Hertwig. *Des Organismus der Medusen*, p. 5.

F. E. Schultze. *Ub. den Bau von Syncoryne Sarsii*, p. 16.

(4) V. Lendenfeld. *Cyanea Anascala*. Zeit. f wiss. Zoologie. T. XXXVII, p. 475. Pl. XXIX, fig. 10.

Les cellules ectodermiques de la face inférieure de l'ombrelle présentent des caractères différents suivant leur position; dans les régions inter-radiaires existent des cellules musculo-épithéliales développées surtout perpendiculairement à l'axe de la méduse, c'est-à-dire dans le sens des fibres musculaires. Leur forme, par conséquent, est celle d'un rhombe allongé. Quant au noyau, il est non seulement étiré dans le même sens que la cellule, mais encore aplati suivant la largeur de celle-ci. Cette forme de la cellule et du noyau résulte évidemment de la direction des fibres musculaires circulaires. La preuve en est donnée par le fait que les cellules situées sur les canaux radiaires changent de forme (elles ne sont plus rhomboïdales) et que dans les interstices entre les sacs génitaux d'une même paire, les cellules de la face inférieure de l'ombrelle ne se distinguent plus en rien de celles de la face supérieure. La fig. 10 représente une partie d'une coupe longitudinale de la méduse passant à gauche par la région inter-radiaire et à droite, par un canal radiaire. Si l'on compare entre elles les cellules de la face inférieure de l'ombrelle du côté droit, avec celles qui sont à gauche de la figure (vers le haut du dessin), on verra que les premières sont plus larges, tandis que les secondes sont plus étroites et plus resserrées, de telle sorte que les noyaux ne peuvent plus se ranger en une seule ligne.

Enfin, les cellules qui forment les parois des sacs génitaux se distinguent par leur forme aplatie et par la petitesse de leurs noyaux (fig. 10 et 13 *e p.*). Elles constituent un véritable épithélium de revêtement ou " Deckepithelium „ des Allemands. Leur épaisseur est si minime, qu'avec un grossissement insuffisant, comme celui à l'aide duquel a été dessinée la fig. 13 (Zeiss 4. A), les noyaux sont seuls visibles; il faut un fort grossissement pour pouvoir distinguer autour du noyau une mince couche de protoplasme (fig. 10, *e p.*), que l'on remarque encore plus facilement si la coupe est oblique (fig. 10, *ep.*). Cela est principalement dû à ce que le protoplasme de ces cellules se colore plus vivement par le carmin que celui des œufs.

Il n'existe pas de couche sous-épithéliale à la face inférieure de l'ombrelle, chez *Monobrachium*, où je n'ai, du reste, pas non plus constaté de trace de cellule ganglionnaire ; toutefois, à la base du velum, l'ectoderme, à la face dorsale ainsi qu'à la face ventrale, est composé de plusieurs couches cellulaires formant des amas sous-épithéliaux disposés en une espèce de double anneau (fig. 10 *n*, *n'*) dont les deux parties sont séparées par la membrane sans structure du velum. Sur le velum lui-même, les cellules sous-épithéliales disparaissent de nouveau et l'épithélium devient plus épais. Ces deux anneaux de cellules sous-épithéliales doivent être considérés comme un reste du système nerveux cirulaire dont l'état rudimentaire explique l'absence de cellules ganglionnaires sous-épithéliales à la face inférieure de l'ombrelle. Les fibres musculaires sont peu développées dans le velum et dans la sous-ombrelle et leur surface n'est pas striée transversalement.

L'ectoderme du tentacule (fig. 10, *tn*) ne se distingue de celui de la face externe de la méduse, que par la plus grande quantité de nématocystes (*nc*) qu'il renferme et par la présence de cellules sous-épithéliales (*a*) dispersées çà et là.

Si nous passons à l'étude de l'endoderme du gonophore, nous constatons que la lamelle vasculaire présente la particularité fort intéressante d'être formée par des cellules comprimées rappelant, par leur aspect, les cellules cartilagineuses (fig. 10, *vs. b.*). Le protoplasme de ces cellules, peu abondant, est accumulé autour des noyaux d'où il envoie des filaments en forme de rayons vers la membrane cellulaire. Le reste du contenu est un liquide clair, ne s'imprégnant pas par les matières colorantes. Les membranes cellulaires sont assez épaisses. Les cellules de la plaque vasculaire, au point où elles passent dans les parois du canal circulaire (fig. 10, *cc*), acquièrent plus de développement en hauteur et deviennent plus riches en protoplasme.

Les cellules de l'épithélium ventral des canaux radiaires (fig. 10 et 11, *v*, *ep*) rappellent déjà parfaitement les cellules endodermiques de la cavité gastrique de l'hydranthe. En comparant la fig. 12 (*v*, *ep*) avec la fig. 8, nous n'observons de différence que dans la quantité relative des granulations du protoplasme. Dans l'endoderme de l'hydranthe, ces granulations sont plus nombreuses et celles d'entre elles qui se colorent fortement par le carmin sont plus abondantes. Par contre, dans l'endoderme des canaux radiaires, ce sont les corpuscules presque incolores et à contours diffus qui prennent sensiblement le dessus; ils donnent probablement lieu à la coloration verdâtre des canaux radiaires, sur le vivant. L'épithélium dorsal de ceux-ci renferme également des corpuscules tout à fait analogues, mais en moins grande quantité et appartenant tous à la variété qui reste indifférente vis-à-vis du carmin.

L'endoderme qui compose le tissu axial des tentacules des méduses, consiste en une rangée de cellules. Les cellules axiales de l'extrémité du tentacule sont complètement remplies de protoplasme, celles de la base passent insensiblement aux cellules endodermiques ordinaires, qui forment des amas cellulaires près des canaux radiaires aux points où s'insèrent les tentacules (fig. 10, *b*.). Là, les cellules ne sont plus en une seule rangée, mais sont disposées sans ordre et leurs contours deviennent peu distincts. Ces amas cellulaires semblent être les rudiments des corpuscules marginaux sensitifs, qui font défaut chez les méduses de *Monobrachium*. Donc la base du tentacule n'est pas non plus séparée du reste de l'endoderme par la membrane propre. Le tentacule a évidemment commencé à s'atrophier et ainsi a acquis un caractère embryonnaire.

IV. — PRODUITS SEXUELS.

Il n'est guère de question qui ait fait l'objet d'autant de controverses que l'origine des produits sexuels chez les Cœlentérés. Je ne referai pas l'analyse complète des travaux relatifs à ce sujet : les mémoires des frères Hertwig (¹), de Weissmann (²),

---

(¹) *O. und.* R. HERTWIG. *Organismus der Medusen.* Iena 1878.

(²) WEISSMANN. *Die Entstehung d. Sexualzellen bei den Hydromedusen.* Iena 1883.

et de Hartlaub (1), ont donné une bibliographie très complète que je crois inutile de reproduire. Quelques mots cependant des travaux récents de Hartlaub, de Thalwitz (2) et de Tichomiroff (3).

Hartlaub a étudié trois espèces du genre *Obelia* (*Ob. Adelungi* Hartl.; *Ob. helgolandica* et *Ob. sp.*). D'après lui, le lieu primordial de formation des germes (Keimstätte des auteurs allemands) répondrait, chez les Eucopides, aux endroits où ces éléments arrivent à maturité et se trouverait dans l'ectoderme de la base du manubrium sur les lignes interradiaires. En effet, la maturation des œufs se fait assez souvent, par anomalie, dans le manubrium (4). De ce point, le lieu de maturation se serait transporté dans les canaux radiaires et les " Keimstätte „ auraient suivi ce déplacement, tout en restant sur les lignes interradiaires. Ce qui prouve qu'il en est ainsi, c'est que chez *Obelia sp.* les spermatoblastes procèdent des cellules du sous-ombrelle disposées à côté des spermaires qui, eux, sont placés sur les lignes radiaires (5). Chez les Eucopides actuels, il se forme en outre des spermatoblastes aux dépens des cellules ectodermiques des spermaires (6) mêmes, l'ectoderme s'y divisant en deux couches, l'une superficielle épithéliale, l'autre profonde spermatoblastique.

Thalwitz a surtout porté son attention sur la spermatogenèse proprement dite. En ce qui concerne l'origine des spermatoblastes qu'il a recherchée chez les espèces étudiées par Weissman, il confirme les conclusions de ce dernier. Thalwitz a fait en outre des observations sur *Eudendrium capillare* (¹) qui, au point de vue du développement des produits sexuels, se comporte comme *Eudendrium racemosum* Cav. étudié par Weissmann. Je reviendrai plus loin sur le mémoire de Thalwitz.

---

(1) HARTLAUB. *Beobacht. üb. die Entstehung d. Sexualzellen bei Obelia.* Zeitsch. für wiss. Zool. T. 41, 1885.

(2) TH. THALWITZ. *Ueb. die Entwicklung d. männlichen Keimzellen bei d. Hydroiden.* Ien. Zeitschr. T. 18, 1885.

(3) A. TICHOMIROFF. *Sur l'histoire du développement des hydroïdes.* (Russ : Mém. d. l. soc. des amis des sc. nat. à Moscou. T. L., livr. 2; 1887.)

(4) HARTLAUB. *Loc. cit.*, p. 171.

(5) » » » 182.

(6) » » » 181.

Tichomiroff a pris pour objet de ses recherches *Tubularia mesembryanthemum* Allm. et *Eudendrium armatum* Tichom. Ses conclusions sont en opposition avec celles de Weissmann. Chez *Eudendrium armatum* (²), au moment de la maturation des gonophores, l'endoderme subit, tant dans les gonophores que dans les parties avoisinantes de l'hydranthe, des modifications qui se manifestent par une plus grande affinité du plasma cellulaire pour les matières colorantes. Aux points où se montreront plus tard les spermaires, les cellules endodermiques se divisent transversalement (³). Les cellules profondes résultant de cette division se multiplient activement et donnent naissance aux masses cellulaires spermatoblastiques. Celles-ci sont séparées de l'ectoderme par une lamelle fondamentale et bientôt après, une semblable membrane apparaît aussi entre elles et la portion restée épithéliale de l'endoderme.

Le développement des produits sexuels femelles, Tichomiroff l'a étudié chez *Tubularia mesembryanthemum* Allm. (⁴). Au moment de l'apparition du bourgeon ectodermique, les cellules endodermiques qui l'avoisinent se multiplient rapidement et donnent naissance à des amas cellulaires que l'auteur appelle " coussinets sexuels ". Lorsque l'ébauche du manubrium commence à se montrer, les cellules qui occupent le milieu de chaque coussinet émigrent à travers la lamelle fondamentale (membrana propria), jusque dans l'ectoderme du manubrium. Ce passage, Tichomiroff ne l'a pas observé directement. Il le présume en se fondant sur le fait que les coussinets sexuels diminuent de volume concurremment avec l'accroissement du

---

(¹) Thalwitz. *Loc. cit.*, p. 430-431.
(²) A. Tichomiroff. » » 36.
(³) » » » 35, fig. 25.
(⁴) » » » 4.

bourgeon ectodermique (Glockenkeim) et proportionnellement à cet accroissement (¹). Après l'apparition des canaux radiaires, les coussinets sexuels ont totalement disparu. Une autre observation que Tichomiroff invoque à l'appui de son opinion, c'est l'absence de tout indice de la lamelle fondamentale entre le bourgeon ectodermique et les coussinets sexuels, spécialement dans les points où, d'après l'auteur, s'opérerait le passage. Le bourgeon ectodermique s'accroîtrait, dans l'opinion de Tichomiroff, aux dépens des coussinets. Les conclusions erronées formulées par ses prédécesseurs (²) trouveraient leur explication dans la circonstance que les coussinets sexuels, peu accusés au moment où le bourgeon ectodermique vient de naître, ont échappé à l'observation. L'existence de ces ébauches n'est pas cependant bien difficile à reconnaître (voir Tichomiroff, *l. c.*, fig. 12 et 3). Deux conclusions positives se dégagent des recherches de cet auteur (³) : la première c'est que chez *E. armatum* Tichom. les spermatoblastes procèdent de l'endoderme au niveau des spermaires; la seconde, c'est que chez *Tubularia mesem bryanthemum* les ovules procèdent de l'endoderme.

Récemment a paru une courte note de C. Ischikawa (⁴) sur la formation des spermatoblastes chez *Eudendrium racemosum.* Ses recherches ne concordent pas avec les conclusions formulées par Tichomiroff. D'après Ischikawa, les cellules mâles prendraient naissance dans l'endoderme du blastostyle et à la base des gonophores ; au contraire, ces mêmes éléments occuperaient à l'extrémité apicale des gonophores l'ectoderme de ces formations. La lamelle fondamentale constitue pour la détermination de la position un point de repère précieux ; les cellules mâles siégeraient ici à l'extérieur, là à la face interne de cette membrane, et pour passer d'un feuillet dans l'autre

---

(¹) A. Tichomiroff. *Loc. cit.*, p. 6.
(²) » » » 5.
(³) » » » 59.
(⁴) C. Ischikawa. *Ueb. die Abstammung d. männlich. Geschlechtszellen bei End. racemosum Cav.* Zeitschr. für wiss. Zoologie. T. 45, 1886.

les cellules sexuelles traverseraient cette lamelle. Cette divergence dans les résultats obtenus par Tichomiroff d'une part, par Ischikawa de l'autre, suppose ou que les choses se passent différemment chez *E. armatum* et chez *E. racemosum*, ou bien qu'une erreur d'observation a été commise par l'un des deux auteurs.

On peut en dire autant de l'ensemble des données que l'on possède sur l'origine des éléments sexuels chez les hydroïdes. Elles sont si peu concordantes que l'on se trouve dans l'obligation d'admettre que la question doit être reprise et qu'à l'heure actuelle nous ne pouvons rien affirmer à cet égard, ou qu'il existe réellement d'espèce à espèce des différences dans le mode de formation des œufs et des cellules spermatiques, les éléments sexuels pouvant se former indifféremment soit aux dépens de l'ectoderme, soit aux dépens de l'endoderme, soit aux dépens de l'un et l'autre de ces feuillets.

Cette dernière conclusion n'a d'ailleurs rien d'invraisemblable, si l'on se rappelle les travaux récents sur la structure des couches primaires des hydroïdes : ils ont établi que la différenciation des feuillets est fort imparfaite chez les animaux de ce groupe.

N'est-il pas prouvé aujourd'hui que les cellules endodermiques, tout en remplissant les fonctions digestives, sont en même temps capables d'activité musculaire ? Chez les Scyphoméduses et les Actinies, les cellules endodermiques engendrent des nématocystes. v. Lendenfeld a trouvé chez *Eucopella campanularia* des nerfs endodermiques analogues à ceux que l'on connaissait déjà chez les Actinies (¹). L'ectoderme aussi bien que l'endoderme peut concourir à la formation de la lamelle fondamentale. D'autre part, on voit des cellules ectodermiques non seulement transmettre des aliments à d'autres cellules (Jickeli) (²), mais même les digérer (Méréjkowsky) (³).

(¹) v. LENDENFELD. *Zeitschr. für wissensch. Zool.* 38 Bd., 1883.

(²) F. JICKELI. *Ueb. Bau des Hydroidpolypen,* Morph. Jahrb. T. VIII, 1882, p. 638.

(³) MÉRÉJCHKOWSKY. *Sur une anomalie chez les méduses*, etc... (en russe) 1880, von Lendenfeld a constaté que, chez les spongiaires de groupe des Aplysinides (¹), les cellules ectodermiques peuvent ingérer des matériaux solides pour les faire parvenir ensuite au mésoderme; d'autres auteurs enfin n'admettent que la possibilité d'une semblable faculté digestive (Metschnikoff) (²). D'après Götte (³), la face interne des lobes buccaux de l'*Aurelia aurita* sont parfaitement capables de digestion, quoiqu'ils soient recouverts par un épithelium ectodermique. J'ai confirmé ces résultats en ce qui concerne la *Cyanea arctica.* Une grande *Lucernaria quadricornis* avait été recouverte par les lobes buccaux d'une méduse de cette espèce. Ayant éloigné la méduse, je constatais que partout où la lucernaire avait été en contact intime avec ces lobes, elle présentait une coloration blanchâtre résultant de l'enlèvement de l'ectoderme naturellement coloré en brun. N. Wagner a signalé des faits du même genre; il a été le premier à affirmer la faculté digérante des lobes buccaux chez *Aurelia* et chez *Cyanea* (⁴).

S'il est vrai que les éléments sexuels peuvent naître indifféremment soit de l'ectoderme, soit de l'endoderme, chez les hydroïdes, il nous reste à rechercher comment les choses se passent dans chaque cas particulier. J'ai eu en vue de rechercher la solution du problème chez *Monobrachium parasiticum.* J'ai dit, au début de ce mémoire, comment il s'est fait que je n'ai pas réussi à trancher complètement la question. Je vais rendre compte de ce que j'ai observé.

Tous les gonophores de *Monobrachium* étaient presque complètement mûrs et leurs sacs sexuels, entièrement développés. D'habitude il m'était impossible de distinguer les limites

---

p. 7, aussi dans : Ann. and Magaz. of. Nat. Hist. Voir aussi MEREJKOWSKY. *Structure et développement des nématophores,* etc. Arch. de Zool. expérim. — T. X, 1882, p. 607.

(¹) v. LENDENFELD. *Ueb. Coelenteraten der Südsee,* II. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, t. XXXVIII, 1883.

(²) H. METSCHNIKOFF. *Untersuch. üb. d. intercellüläre Verdang bei wirbellosen Thieren.* Arbeiten aus d. Zool. Instit d. Univ Wien, Claus T. V, 1883, p. 5.

(³) GOETTE. *Entwickelungsgesch. d. Aurelia aurita,* etc., 1887.

(⁴) N. WAGNER. *Les invertébrés de la Mer Blanche* (en russe), p. 91 et 94.

des cellules ovulaires, dont le protoplasme constituant l'ovaire remplit tout à fait les sacs génitaux (fig. 12); toutefois, la disposition des noyaux permettait de se faire une idée sur la situation des œufs mêmes. Ce n'est que rarement, et seulement sur des objets traités par une solution concentrée et chaude de sublimé, qu'on parvenait à voir les limites des ovules (fig. 13). Le protoplasme des œufs est plus grossièrement granulé que celui des autres cellules (fig. 10, 12 et 13). Le liquide plasmatique se colore faiblement, tandis que les granulations prennent une teinte très prononcée. Les noyaux, ou vésicules vitellines, sont plongés dans cette masse protoplasmique qui ne peut être décomposée en œufs séparés. Les noyaux ont à peu près un diamètre de 0,0374$^{m}/^{m}$. Le liquide nucléaire ne s'imprègne presque pas de carmin (fig. 17). Sur des coupes, on voit nettement de minces tronçons de filaments nucléaires et parmi eux, des granules de chromatine de forme irrégulière, fortement colorés (fig. 17 *chr.*) et qui ne sont probablement que des renflements du réseau de la chromatine. Ces granules ont, en moyenne, un diamètre de 0,0021 à 0,0042$^{m}/^{m}$. Le nucléole (*ncl.*) est très volumineux (de 0,0104 à 0,0125$^{m}/^{m}$) et placé excentriquement; il est homogène, bien que le milieu se colore plus fortement, ce qui ferait supposer l'existence d'un nucléolule, dont on ne peut cependant apercevoir de limites suffisamment nettes. Le fait que cette apparence se montre lorsque l'on traite les objets avec les réactifs les plus divers (liquide de Kleinenberg, liquide de Perenyi, acide osmio-chromique) nous prouve qu'elle n'est point un produit artificiel, dû à l'action des liquides employés. Je n'ai pas observé la structure du nucléole sur le vivant.

La constitution des noyaux tels que nous venons de les décrire, indique que les œufs n'ont pas encore atteint leur complète maturité. (Voir les changements du noyau accompagnant la maturation des œufs décrits par Bergh, chez *Gonothyrea* (¹), chez *Clava* et *Aurelia* (²), par Méréjkowsky chez

---

(¹) BERGH. *Studien üb. d. erste Entwicklung d. Eies. v. Gonothyrea Loveni*, *Allm.* Morph. Jahrb. T. V., 1879, p. 28.

(²) *Ibidem.*, p. 37.

Eucope (¹) et par Metschnikoff, chez plusieurs méduses (²)). Il m'est arrivé de rencontrer des noyaux qui n'étaient pas tout à fait ronds (fig. 12); je pense qu'il s'agissait de déformations causées soit par les réactifs, soit par l'action compressive du rasoir.

L'aspect vésiculeux du noyau et les contours bien nets du nucléole nous donnent un moyen facile de distinguer les œufs des autres cellules. C'est ainsi que j'ai observé souvent, dans l'épithélium ventral des canaux radiaires, des cellules amœboïdes qui, par leur grandeur et par l'apparence du noyau, ressemblaient aux ovules (fig. 11 *ov.*). Les noyaux étaient d'une structure plus homogène, c'est-à-dire que leurs granules de chromatine n'étaient pas aussi grands que dans les noyaux ovulaires précédemment décrits. Je suppose que les gros fragments de chromatine étaient dissous dans le suc nucléolaire, car le volume absolu du nucléole était presque identique. C'est précisément à cette circonstance qu'était due la coloration plus intense des noyaux, dont le volume n'était que la moitié de celui des noyaux des ovules à peu près mûrs. Toutefois l'analogie de ces deux sortes d'éléments n'est basée que sur leur aspect général.

Je suis parvenu cependant à fixer ces cellules amœboïdes au moment même de leur passage à travers la membrane propre dans les sacs sexuels, ce qui m'a permis d'en reconnaître la véritable signification. Ainsi, sur la fig. 12, nous voyons quatre cellules ovulaires amœboïdes dont une a presque entièrement émigré à l'intérieur du sac génital ; il ne reste qu'une faible portion de son protoplasme dans l'épithélium ventral du canal radiaire (*ov'*) tandis que la majeure partie s'est déjà fusionnée avec le plasma des autres œufs. Une autre cellule (*ov''*) a à peine dépassé la membrane propre, alors que les

---

(¹) Méréjkowsky. *Sur l'origine et le développement de l'oeuf de la méduse Obelia avant la fécondation.* Comptes rendus de l'Académie de Paris, 1880.

(²) Metschnikow. *Embryologischen Studien Medusen.* Wien, 1886.

deux dernières sont encore dans les parois du canal (*ov*). Le noyau de la première de ces cellules ressemble déjà tout à fait aux noyaux des œufs ; celui de la deuxième est plus fortement coloré, quoiqu'il renferme des granulations de chromatine assez volumineuses (moins grosses pourtant que dans les œufs mûrs).

Il est intéressant de constater que les cellules amœboïdes ovulaires, lors de leur passage dans les sacs sexuels, ne contiennent qu'une faible quantité de protoplasme. On doit donc supposer que le restant du plasma ne quitte que plus tard l'épithélium des canaux radiaires pour arriver aux cellules, en s'infiltrant, par osmose, à travers la membrane propre. Toutes les cellules parvenues dans le sac sexuel se transforment en ovules, de telle sorte que chez *Monobrachium*, les œufs ne s'accroissent pas en ingérant des cellules voisines. On ne trouve jamais, en effet, dans le plasma des œufs, d'inclusions d'aucune sorte, jamais de fragments de noyaux (¹).

Dans les points où se fait le passage des cellules ovulaires, on ne remarque aucune trace de membrane propre ; cette membrane devient très mince au voisinage des œufs aussi n'y a-t-il pas moyen de déterminer l'endroit où elle finit.

Ayant rencontré des cellules embryonnaires amœboïdes dans l'endoderme des canaux radiaires, j'ai eu l'idée de rechercher de semblables éléments dans des parties plus centrales de la colonie, et j'en ai observé dans l'hydrorhize, ordinairement près du pédoncule du gonophore : par leurs noyaux, ils rappelaient de jeunes ovules (fig. 18 et 19). Le protoplasme ne différait que légèrement de celui des cellules endodermiques et, par conséquent, il était difficile d'en déterminer les limites ; néanmoins, il était toujours possible de distinguer une petite quantité de protoplasme plus grossièrement granulée, accumulée autour de chaque noyau. La plus jeune des cellules embryonnaires que j'ai rencontrées, à en juger du moins par la grandeur du noyau, est représentée par la fig. 18. Son nucleus est presque double de celui des cellules ectodermiques, dont il diffère en ce que les

---

(¹) Voir par ex. *Tichomiroff*, loc. cit., fig. 6, pl. 10.

renflements du réseau chromatique sont rassemblés autour du nucléole et qu'on peut distinguer très nettement un nucléolule. Chez d'autres cellules de l'endoderme, au contraire, la chromatine était répartie dans tout le noyau et le nucléole était entièrement homogène (fig. 19). Il semble donc que la première cellule quoique pourvue d'un nucléus moins volumineux soit plus âgée que les autres ; j'incline à croire cependant qu'il n'en est pas ainsi et que les particularités que présente son noyau sont dues à un accident de préparation (1).

Passons à l'étude des gonophores mâles. Tous les gonophores mâles étaient dans un état peu avancé de maturité. Les sacs sexuels de la plupart des gonophores étaient tellement bourrés de spermatozoïdes, qu'ils remplissaient toute la cavité de la cloche, et que leurs limites n'étaient plus visibles.

Ces spermatozoïdes, non encore pourvus de queues, présentaient un noyau, à peu près homogène, d'assez grande dimension (0,0083 ^{mm}), très réfringent et se colorant fortement (fig. 21).

La mince couche achromophile qui entoure le noyau, autour duquel elle forme comme un anneau clair, était capable de mouvements assez actifs dans les spermatoblastes vivants, plongés dans l'eau de mer.

On rencontre également dans les gonophores mâles et dans l'épithélium ventral de leurs canaux radiaires des cellules sexuelles amœboïdes, mais moins abondantes que chez les femelles. Ici, je n'ai pu jamais les observer au moment de leur passage dans les sacs génitaux; toutefois cette émigration doit se faire de la même manière que pour les cellules femelles, pendant le stade où le noyau devient homogène. Ce stade est représenté dans la fig. 15 (2) par la cellule *sp'*, qui adhère intimement à la membrane propre, tandis que les cellules moins développées (sp'' et sp''') sont toujours enfouies dans l'épaisseur même de l'épithélium ventral.

---

(1) Les observations de VARENNE (*Recherches sur la production des polypes hydraires*. Archiv. de zool. expér. T. X. 1882), comme l'ont démontré WEISSMANN et THALWITZ, sont erronées.

(2) Ce stade paraît correspondre à la fig. 4, d de la pl XII et à la fig. 41, e de la pl. XIV du travail de THALWITZ (*loc. cit.*); il en diffère d'abord par la vive coloration du plasma cellulaire, et ensuite par la grandeur. Le noyau de cette cellule atteint 0,0250 millim.)

Le développement des spermatoblastes a lieu de la manière suivante : les renflements du réseau de chromatine situés au niveau des nœuds, au lieu de se confondre en un petit nombre de grosses granulations, comme c'est le cas pour les cellules ovulaires, disparaissent complètement et leur chromatine se dissout dans le suc nucléaire. Les nucléoles disparaissent eux aussi (fig. 15) et finalement tout le noyau devient complètement homogène et se colore fortement (1). La quantité de plasma cellulaire est insignifiante. C'est à ce stade que les cellules passent dans les sacs sexuels où a lieu leur segmentation. Je n'ai vu aucun indice d'une division indirecte des noyaux (2). On rencontre assez souvent des cellules contenant beaucoup de noyaux (jusqu'à 64, fig. 16). Il est très probable que de semblables cellules sont en réalité composées d'un grand nombre de spermatoblastes, jeunes spermatozoïdes, réunis en une seule masse, et dont les limites ne sont pas visibles, comme l'a également observé Thalwitz chez *Corydendrium* (3). Leurs noyaux étaient de forme irrégulière, à angles arrondis (fig. 16).

De ce qui précède, on peut conclure que le lieu de maturation des produits sexuels chez *Monobrachium* diffère du lieu de leur apparition, aussi bien dans les gonophores mâles que dans les gonophores femelles. Quant aux cellules embryonnaires de l'hydrorhize des colonies femelles, ce sont incontestablement des éléments femelles. (Les colonies de *Monobrachium* sont, comme celles de la plupart des hydroïdes, de sexe différent.) Quoique je n'aie pas étudié l'hydrorhize des individus mâles, je suis certain qu'il doit y avoir des cellules amœboïdes mâles, car il ne se trouve dans l'épithélium des canaux radiaires, que des cellules mâles relativement fort avancées dans leur développement.

---

(1) Voir la description de ce procédé dans THALWITZ (*loc. cit.*, p. 418), qui a eu pour objet la *Tubularia mesembryanthemum*.

(2) THALWITZ, *loc cit.*, p. 436.

(3) *Ibidem*, p. 434.

La région germinative (Keimstätte) chez *Monobrachium* est donc dans l'hydrorhize; toutefois, j'ignore quelle est la couche qui donne naissance aux produits génitaux.

Je n'ai rencontré, il est vrai, les cellules sexuelles que dans l'endoderme; cependant il est possible qu'elles proviennent de l'ectoderme, d'autant plus que la couche sous-épithéliale de l'hydrorhize est plus développée dans l'ectoderme, tandis que dans l'endoderme, il n'existe que fort rarement des cellules sous-épithéliales.

Quoi qu'il en soit, c'est dans l'endoderme de l'hydrorhize qu'a lieu la différenciation des produits sexuels et dans l'épithélium ventral des canaux radiaires, leur maturation.

Nous voyons que, chez *Monobrachium*, il se fait une émigration très importante des cellules sexuelles, bien que cet hydroïde possède une méduse presque complètement formée (1). Les cellules embryonnaires, tout en suivant l'endoderme, passent de l'hydrorhize dans le blastostyle, puis dans l'épithélium ventral des canaux radiaires, pour arriver dans les sacs génitaux en perforant la membrane propre.

---

(1) Weissmann. *Die Entstekung d. Sexualzell bei d. Hydroiden. C. Die Wanderung der Keimzellen*, p. 267 et suivantes.

EXPLICATION DES PLANCHES.

S.	Syphon du mollusque.
M.	Hydranthe.
G.	Gonophore.
gnts.	Gonothèque.
N.	Pseudonématophore.
Nc.	Batterie de Nématocystes.
nc.	Nématocystes.
n et n'.	Deux anneaux du système nerveux.
c. c.	Canal circulaire.
r. c.	Canal radiaire.
ep. ep'.	Epithélium des parois du sac génital.
v. ep.	Epithélium ventral du canal radiaire.
d. ep	Epithélium dorsal du canal radiaire.
exumbr. et *ex.*	Face supérieure de l'ombrelle.
Sbumbr.	Sous-ombrelle.
vs. b.	Lamelle vasculaire.
vl.	Vélum.
tn.	Tentacule de la méduse.
sp.	Manubrium (spadice).
s. sc.	Sac génital.
ov, ov', ov''.	Cellules ovulaires.
sp', sp''. sp'''.	Cellules sexuelles mâles.

PLANCHE VIII.

Fig. 1. Une colonie de *Monobrachium parasiticum,* Méréjk, sur une coquille de *Tellina.*

Fig. 2. Un pseudonématophore.

Fig. 3. Coupe transversale de la base de l'hypostome. *a,* nématocyste; *b,* prolongement central d'une cellule à nématocyste.

Fig. 4. Jeune nématocyste (Zeiss. F., 4).
Fig. 5. Nématocyste avec le filament.
Fig. 6. Coupe longitudinale de la tête d'un pseudonématophore (Hart. IV, 10^{im}). *a*, cellules de soutien; *b*, voir la fig. 3; *c*, anneau des cellules glandulaires.
Fig. 7. Coupe verticale de l'hypostome (Zeiss. C., 5). *a*, cellules glandulaires endodermiques.
Fig. 8. Coupe longitudinale de la base du tentacule (Zeiss. C., 5). *a* et *b*, inclusions dans les cellules endodermiques; *c*, parois des cellules du tissu axial; *d*, axe protoplasmique du tentacule.
Fig. 9. Coupe transversale du tentacule (Zeiss, C., 4).
Fig. 10. Partie d'une coupe verticale d'une méduse (Zeiss. C. 4). *a*, une cellule sous-épithéliale; *b*, amas de cellules à la base d'un tentacule.
Fig. 13. Partie d'une coupe horizontale d'une méduse (Zeiss. A., 4). Voir la figure précédente.
Fig. 17. Noyau d'un œuf (Zeiss. E., 5). *chr*, granules de chromatine; *ncl*, nucléole.
Fig. 20. Une inclusion dans une cellule de l'hydrorhize.

PLANCHE IX.

Fig. 11. Coupe transversale de l'épithélium ventral d'un canal radiaire (♀).
Fig. 12. Coupe longitudinale de l'épithélium ventral d'un canal radiaire (♀) *lm*, lamelle soutien (membrane propre).
Fig. 14. Coupe verticale du manubrium de la méduse (Zeiss. C. 4).
Fig. 15. Coupe longitudinale d'un canal radiaire (♂).
Fig. 16. Spermatoblaste.
Fig. 18 et 19. Cellules ovulaires à divers degrés de développement. (Zeiss. E., 5.)
Fig. 21. Tête d'un spermatozoïde presque mûr. (Seibert, 3, V.)

Nouvelle contribution à la Faune pélagique du Golfe de Marseille

PAR

M. Paul GOURRET

sous-directeur de la Station zoologique de Marseille, professeur suppléant
à l'Ecole de Médecine.

(Planches X.)

En 1884, dans des *considérations sur la Faune pélagique de Marseille* (Annales du Musée d'histoire naturelle, tome II, mémoire n° 2), j'ai dû ne pas multiplier la liste des espèces qui habitent la surface de la mer pour m'attacher surtout à dégager une vue d'ensemble et je crois avoir montré que la faune pélagique est originale dans notre rade, en ce sens qu'elle est très pauvre en animaux flottants.

Des recherches fréquemment renouvelées depuis cette époque viennent à l'appui de cette conclusion. Ce sont ces recherches qui font l'objet de la présente note, dans laquelle j'ai également inséré certaines observations faites antérieurement au laboratoire zoologique dirigé par M. le professeur A. F. Marion.

I. — Classe des Poissons.

Ce n'est qu'à de très longs intervalles et exceptionnellement que l'on capture à la surface, soit dans le voisinage des côtes, soit au large, des Poissons pélagiques. Aussi, y a-t-il intérêt à connaître et à consigner avec soin les espèces qu'il est permis d'y constater quelquefois.

Cependant, si les poissons qui ont été capturés jusqu'ici seulement à la surface sont rares, il n'en est pas de même de ceux qui, tout en étant pélagiques, sont capables de descendre à une profondeur qui paraît être très variable suivant les types, lorsque règne le mauvais temps. Ces dernières espèces sont assez communes et il est facile de les suivre dans leur migration bathymétrique. Cette migration est certaine et il suffit de rechercher des Poissons pélagiques pendant la belle et la mauvaise saison pour s'en convaincre. La récolte des mêmes espèces à la surface et aussi à des profondeurs plus ou moins grandes le démontre d'une façon indiscutable. C'est ainsi, par exemple, qu'*Orthagoriscus mola* a été parfois recueilli dans des fonds de 18 brasses, que *Scomber scomber* est, surtout en hiver, ramené depuis 25 à 50 mètres jusqu'à 60 et 80 mètres de profondeur, que la Sardine et l'Anchois ont été assez souvent pris dans des fonds de 30 mètres, enfin que le *Trachurus trachurus* descend jusqu'à 30, 50, 65 mètres.

D'autre part, certaines espèces qui habitent d'ordinaire des stations plus ou moins profondes, quittent ces points et montent à la surface à des époques qui sont peut-être invariables, ou lorsque des conditions spéciales se présentent, venant ainsi ajouter un nouvel élément à la faune si complexe de la surface de la mer.

En dehors des Dactyloptères (*Dactylopterus volitans* L.). des Dragons de mer (*Trachinus draco* L.), des Syngnates (*Syngnatus phlegon* Risso) et des Sphyrenides (*Sphyræna spet* Lac.) déjà signalés en 1884, j'ai reconnu jusqu'en décembre 1889 les espèces suivantes :

1° *Carcharodon lamia* Bp. — Cette espèce errante est assez commune dans le golfe, surtout dans la portion Nord-Ouest, où elle se livre à la chasse des Poissons migrateurs, notamment des Thons, tantôt par 60-80 mètres de profondeur, tantôt par des fonds moins considérables, ou encore à la surface même. C'est ainsi que le 7 novembre 1888 trois individus ont été pris dans le golfe de Fos, embarrassés dans une thonaire de poste. L'un d'eux ne mesurait pas moins de 4m80 et pesait 5000 kilogrammes. Les deux autres atteignaient une longueur de 3 mètres et pesaient environ 1000 kilogrammes chacun. Dans l'estomac du premier on a trouvé six Thons et deux dans le ventre d'un autre.

2° *Carcharias glaucus* Ag. — Ce Squale appelé par les pêcheurs provençaux " Cagnaou „ ou " Emperour, „ se montre un peu partout dans le golfe, pendant le printemps et l'été, surtout en juillet, août et septembre, pour disparaître à l'approche de l'hiver. Durant la belle saison, on le capture soit avec les thonaires de poste, soit avec les thonaires flottantes ou courantilles. Assez souvent il se laisse prendre aussi dans les madragues de Niolon et de Gignac.

Il est assez commun dans les fonds vaseux de la région N.-O. par 60-80 mètres, ainsi que dans les graviers vaseux qui s'étendent au Sud de Riou et de Planier par 100-108 mètres. En été il n'est pas rare de le voir rallier la côte et venir sur l'eau.

3° *Centrina vulpecula* Bel. — " Lou pouar „ des pêcheurs Marseillais est rarement aperçu dans le golfe. Dans ces dernières années il a été pris à la calanque même de Sormiou, le 7 février 1888. Il fait ce jour-là une véritable tempête, la mer est démontée et le mistral (vent du N.-O.) souffle avec force. Le même Squale avait été capturé l'année précédente, fin janvier, dans les mêmes conditions et dans la même portion de la côte. Jamais, jusqu'ici, il n'a été ramené par la drague.

4° *Echinorhinus spinosus* Blainv. — Très rare à Nice et à Cette d'après Moreau, cette espèce a été recueillie à deux reprises dans le golfe, le 11 avril 1880 au large du cap Couronne et le 1er juin 1883 par le travers du cap Méjean.

5° *Orthagoriscus mola* Schneid. — A plusieurs reprises sa présence a été constatée. Un premier individu a été rencontré au large de la Corbière le 29 juin 1873. Du 31 mai au 10 juin 1876, on remarque une abondance tout à fait exceptionnelle de Moles, notamment au large de Maïre, de Jarre et de Riou. Mais cette espèce ne tarde pas à disparaître complètement. Toutefois, le 29 juin de la même année, on en capture un exemplaire au large de la Corbière. Enfin, le 4 juillet 1888, un nouvel individu est pris dans les thys, à une profondeur de 18 brasses, également par le travers de la Corbière.

Les différents individus sont attaqués par leur commensal ordinaire, *Lepeophthirus Nordmanni* Baird (Caligus M. Edw.).

6° *Balistes capriscus* Linné. — Deux individus seulement ont été recueillis depuis quinze ans, l'un vers Canoubier, le 28 septembre 1873, l'autre au large de la Joliette, en mai 1880, par des pêcheurs de maquereaux et à la canne. Ils avaient une coloration brun foncé avec quelques bandes noires irrégulières et peu délimitées de la région dorsale, vers le milieu des flancs.

7° *Naucrates ductor* Cuv. et Valenc. — Cette espèce, que l'on désigne sous le nom de " pilote „ ou de " fanfre „, est prise assez souvent à Marseille dans les ports, notamment dans les bassins de carénage. C'est ainsi, pour n'en citer qu'un exemple, que le 10 décembre 1889, une grande quantité de ces poissons venus à la suite de l'Anatole, brick chargé de morues et arrivant de Terre-neuve, s'est fait capturer dans le vieux port de Marseille.

8° *Shedophilus medusophagus* Cocco. — Elle a été rencontrée une seule fois par les pêcheurs à la Seine, le 1er juillet 1877, près du château d'If. L'unique spécimen recueilli a été donné au Museum de Paris, par le professeur Marion.

9° *Astrodermus elegans* Cuv. et Valenc. — Il a été pris le 2 octobre 1879, dans un filet à sardines. Il n'a plus été revu depuis cette époque.

10° *Coryphæna hippurus* Linné. — Deux individus se sont engagés et fait capturer dans la madrague du Brusc (Var).

11° *Echeneis naucrates* Linné. — Un individu est trouvé en avril 1872 dans le port de Marseille, fixé sur la coque d'un navire " la Clyde „. Il se rapporte à *E. Naucrates*, malgré quelques particularités qui tiennent au grand développement du disque. Ce dernier, pourvu de 25 paires de lamelles, mesure une longueur un peu inférieure à la moitié de la longueur totale s'élevant à 27 centimètres. Son bord postérieur dépasse d'un centimètre l'extrémité de la pectorale. La seconde dorsale commence bien vers le milieu du corps. L'œil est placé à la hauteur de l'espace correspondant à celui compris entre la huitième et la dixième lamelle du disque.

Un autre individu pris dans les mêmes conditions ne montre que 21 lamelles.

12° *Echeneis remora* Linné. — Le 3 juin 1874, sur des Squales bleus pris à la surface par le travers de Pomègues, sont fixés deux petits individus longs à peine de 16 centimètres et pourvus de 19 paires de lamelles sur la ventouse. Comme l'espèce précédente, nos pêcheurs le nomment le " Calfat „ ou le " Suçon „.

13° *Lepidopus argenteus* Bonnat. — Les pêcheurs à la Seine en prennent un bel échantillon près du château d'If en août 1880. Il avait été rencontré précédemment au large de Cassis. Tout récemment enfin, le 26 juin 1888, après quelques jours de fort mistral, des bandes assez compactes se montrent à la surface entre Cassis et Riou; plus de vingt kilogrammes sont vendus le lendemain sur le marché de Marseille.

14° *Trachypterus Spinolæ* Cuv. et Valenc. — Un individu, long de 10 centimètres et demi est pris le 19 avril 1886, dans le voisinage du château d'If.

Il présente trois taches noires seulement au-dessus de la ligne latérale et une tache moins intense et plus irrégulière sur les flancs. Le corps est argenté; les nageoires sont rouge orangé. La caudale a une longueur un peu supérieure à la moitié de la longueur totale; la ventrale mesure une longueur égale au tiers de la même longueur totale. Quant au panache, il était très incomplet.

15° *Trachypterus falx* Cuv. et Valenc. — En juin 1872, un bel individu, mesurant une longueur de 2 mètres, est ramené dans les filets à sardines. Il est remarquable par l'absence des nageoires ventrales. Un second individu est aperçu à la surface, entre le Pharo et le fort St-Jean, presque à l'entrée du vieux port, en mai 1883.

16° *Ammodytes cicerellus* Rafin. — Des bandes très compactes de ce poisson que nos pêcheurs appellent " l'américain ", traversent le golfe en mai 1885 et en avril 1886. Elles s'observent surtout dans le voisinage du château d'If. Elles ne tardent pas à s'éloigner et à disparaître entièrement. Les individus mâles et femelles étaient en pleine maturité sexuelle.

Plusieurs de ces poissons sont rencontrés le 28 août 1889, non plus à la surface, mais dans l'espace sableux qui avoisine le château d'If, par 25-28 mètres de profondeur.

17° *Exocœtus volitans* Linné. — Cinq individus ont été recueillis à diverses reprises par les soins de M. le professeur Marion. Tout récemment, le 24 décembre 1889, une grande quantité d'Exocets se montre à la surface, entre le château d'If et le Canoubier.

18° *Exocœtus Rondeletii* Cuv. et Valenc. — Il a été pris le 1er juin 1883. Il était seul. Le laboratoire de zoologie en avait précédemment acquis trois individus.

19° *Belone acus* Risso. — Assez commun à la surface où il se livre à la chasse des sardines.

20° *Scomber scomber* Linné. — Deux espèces de scombre se rencontrent dans le golfe, mais l'une d'elles, le Maquereau ordinaire, est de beaucoup la plus commune. De janvier en mai, cette espèce ne se rencontre guère et l'on peut dire qu'elle ne compte dans cette période aucun représentant. A partir du 15 mai jusqu'en septembre, des bandes compactes arrivent dans le golfe où la quantité des Maquereaux prise chaque année oscille entre 65 et 75,000 kilogrammes. Avec le mois d'octobre, leur nombre diminue progressivement jusqu'à la Noël.

En été, c'est surtout à l'aube et au crépuscule que le Maquereau l'*Oouriou* ou le *Veiza* des pêcheurs se rapproche de la surface. Dans la mauvaise saison, il choisit de préférence les nuits obscures pour s'élever. Dans ces conditions, le Maquereau mord facilement à l'appât qui consiste en sardines fraîches ou en harengs salés que l'on colore assez souvent en rouge avec de la rate de mouton, et ce procédé de pêche (pêche à la canne) pratiqué surtout à Carry, à Sausset et à Planier, est assez lucratif.

Dans la journée ou lorsque la nuit est éclairée par la lune, le Maquereau s'enfonce pour éviter la lumière. On le pêche alors avec les battudes et les battudons, dans des fonds variant entre 20 et 50 mètres. Enfin, par les gros temps, il n'est pas rare d'en prendre dans les vases de la région Nord-Ouest, par 60-80 mètres.

21° *Scomber colias* Linné. — Un autre Maquereau, appelé *lou biard* à Marseille, est bien moins commun que le Maquereau ordinaire avec lequel il vit en société.

22° *Thynnus thynnus* Günth. — Voir *Annales Musée d'Histoire naturelle*, tome III, au sujet de cette espèce qui a fait l'objet d'une Note spéciale.

23° *Thynnus alalonga* Cuv. et Valenc. — Cette espèce que nos pêcheurs appellent : " grandes oreilles ", passe plus rarement. Elle arrive d'ordinaire en août et en septembre, en compagnie du Thon ordinaire.

24° *Thynnus thunnina* Cuv. et Valenc. — La Thonine est encore moins commune ; elle vit dans la société des deux précédentes espèces.

25° *Trachurus trachurus* Günth. — Ce poisson de passage traverse le golfe en grandes compagnies à partir de mai jusqu'en octobre. Il est très rare en hiver.

Le *Sévéréou* ou *Estranglo bello méro* se tient à la surface où on le pêche au moyen d'appâts, soit à la canne, soit à la ligne ; il n'est pas rare aussi d'en prendre avec les filets à sardines. D'autre part et assez souvent il se trouve à une certaine distance de la surface ; on le pêche alors avec les issaougo, les battudons, les battudes, les boguières et même avec les thys, suivant la profondeur à laquelle il se tient. Lorsque la mer est soulevée et par les gros temps, on en prend quelquefois au moyen du gangui, dans les prairies profondes de zostères par 10-25 mètres. On le recueille même alors dans les fonds vaseux de la région Nord-Ouest du golfe.

26° *Alosa sardina* Bell. — Voir à ce sujet une Note insérée dans le tome III des *Annales* du Musée de Marseille.

27° *Engraulis encrasicholus* Cuv. — Même remarque.

28° *Melatta phalerica.* — La Melette ou Aphye phalérique de Rondelet est assez commune à la surface où on la pêche au moyen des issaougo. En automne, on la recueille quelquefois dans les fonds vaseux de la région Nord-Ouest par 50-70 mètres.

29° *Laprax lupus* Cuv. — Le Loup ou Bar donnait lieu, il y a quelques années, à une pêche assez importante qui a beaucoup diminué depuis, et ce n'est guère qu'exceptionnellement et à de longs intervalles que la récolte est aujourd'hui très fructueuse. C'est ainsi que le 20 septembre 1888 et pendant quelques jours consécutifs on a constaté une affluence anormale de loups au large de Montredon. La pêche s'est alors élevée à plus de 200 kilogrammes par jour.

En dehors de ce cas exceptionnel, le Bar est assez commun pendant l'hiver depuis une jusqu'à douze brasses, et il n'est pas rare d'en voir de grandes troupes à la surface. C'est également en troupes plus ou moins serrées qu'il quitte le golfe au commencement du printemps. Cependant, et bien qu'il ne semble pas rechercher les eaux chaudes, il persiste et demeure dans la rade de Marseille même en été, mais il est alors moins fréquent.

La pêche de ce poisson a lieu toute l'année avant le lever du soleil au moyen de seinches et de mugelières, et la nuit à partir du mois d'avril jusqu'en octobre. On se sert alors surtout des mugelières.

30° *Brama Raii* Schn. — La " Castagnolo négré " se tient dans le voisinage des rochers, à proximité du rivage, depuis une jusqu'à cinq brasses. Elle monte à la surface par compagnies et ne s'enfonce que lorsque règne le mauvais temps. Dans ces conditions, elle recherche des fonds plus tranquilles, notamment les prairies profondes de zostères (10 à 30 mètres) d'où le gangui la ramène. C'est un poisson stagiaire, restant dans les mêmes lieux. Il serait cependant, de l'avis des pêcheurs, plus commun en été.

31° *Sargus Rondeletii* Cuv. et Valenc. — Le Sar affectionne les fonds de zostères (1-12 brasses). En été, il arrive assez souvent d'en prendre des individus à la surface même. C'est dans ces conditions qu'il en a été recueilli plus de 40 kilogrammes par jour pendant la première quinzaine de septembre 1888. Ce poisson a ensuite quitté la surface pour gagner les prairies de zostères où il est assez commun.

32° *Sargus annularis* Cuv. et Valenc. — Le " Pataclé „ commun dans les prairies profondes et dans la Broundo (graviers coralligènes), vient à la côte et se montre à la surface en été.

33° *Sargus vulgaris* G. St Hil. — La " Veirado „ a les mêmes habitudes que l'espèce précédente. Toutefois elle ne vient à la surface que très rarement.

34° *Charax puntazzo* Cuv. et Valenc. — Le " Mouré pounchu „ ou " Subo „ des pêcheurs, offre les mêmes mœurs que *Sargus vulgaris*.

35° *Box boops* Bp. — La " Bogo „ qui est assez commune aux environs de Planier et aussi le long de la côte Est du golfe, est un poisson de surface où on en voit nager de grandes troupes en été et avec le beau temps. Les mois de mars, d'avril et de mai sont ceux où cette espèce paraît être la plus abondante. On la pêche au moyen de filets spéciaux appelés Boguières, et aussi avec les issaougo et les seinches. La Bogue ne se tient pas toujours à la surface et assez souvent elle se trouve assez profondément, jusque dans les fonds coralligènes où on la prend avec les battudons et les battudes. Dans la mauvaise saison, elle quitte la surface soit pour gagner le pourtour des prairies de zostères, soit les prairies profondes, d'où le gangui la ramène. Mais dans ce cas, elle est peu commune.

36° *Box salpa* Risso. — La " Saoupo „ offre les mêmes habitudes que la Bogo. Comme celle-ci, on la voit rechercher les eaux tièdes et nager à la surface avec le beau temps.

37° *Oblada melanura* Cuv. et Valenc. — Rare dans les prairies profondes de zostères, la “ Blado „ est commune à la côte. Elle est plus commune en hiver qu'en été. Elle se rencontre quelquefois à la surface, toujours en petits bancs.

38° *Pagellus bogaraveo* Cuv. et Valenc. — La “ Bogo ravello „ est une espèce abondante dans les prairies profondes de zostères. Elle remonte cependant à la surface, en bandes compactes, pendant l'été, époque pendant laquelle elle est très abondante.

37° *Chrysophrys aurata* Cuv. et Valenc. — “ L'Aourado „, autrefois très commune, tend aujourd'hui à diminuer. Très peu abondante dans les prairies profondes de zostères, elle fréquente la côte. On la pêche surtout le long de la jetée du large et presque à la surface, où on en voit d'ailleurs venir “ bouler „. Ce poisson erratique est plus rare en hiver.

40° *Cantharus griseus* Cuv. et Valenc. — Le “ Canto „ se tient à la surface en été le long des rochers, ou à une faible profondeur (une ou deux brasses). Avec l'hiver, il quitte la côte et s'engage dans les prairies profondes de zostères.

41° *Mœna Osbeckii* Lac. — Ce poisson erratique appelé “ Mendolo „ par les Marseillais habite surtout les prairies de zostères (10-25 mètres). Mais, de juin à septembre, il monte à la surface ou à quelques mètres seulement de celle-ci. Il est en grandes troupes.

42° *Smaris vulgaris* Bp. — La “ Cagarello „ vit dans la société de la précédente espèce.

43° *Mugil.* — Les Muges sont des poissons erratiques que l'on prend avec la ligne ou au moyen de filets spéciaux appelés Mugelières. Ils se trouvent dans les ports et dans la plage sableuse du Prado. Ils abondent en automne et en été, sans disparaître le reste de l'année. En été surtout, ils viennent à la surface en rangs serrés.

Il y a quatre espèces de Muges dans la rade de Marseille :
Mugil cephalus appelé *lou Testu.*
„ *auratus* appelé *la gaouto rousso, la taco Jaouno.*
„ *capito* appelé *la pounchudo, la talugo.*

Mugil chelo appelé *l'ueil négré, lou pansard.*

44° *Murœna helena* Linné. — La " Mureno „ recherche les fonds de rochers. En été, il n'est pas rare d'en voir venir *bouler* sur l'eau, c'est-à-dire à la surface. On les capture soit avec les Mugelières, soit avec la ligne, ou encore avec le jambin. Par les gros temps, la Murène gagne les prairies profondes de zostères d'où le Gangui la ramène quelquefois.

45° *Blennius pavo* et *Gobius capito* se tiennent à la surface aussi bien que dans les fonds de zostères par 10-25 mètres.

46° *Atherina hepsetus* et *Atherina Boyerii.* — Ces deux espèces sont très communes à la surface. En dehors des espèces précédentes, on ramène avec les Sardinaou et dans le haut de ces filets d'autres espèces qui n'habitent pas la surface ou qui ne sont pas considérées comme des poissons erratiques. Leur présence est tout à fait exceptionnelle dans ces filets et elle ne peut s'expliquer que si l'on suppose que ces espèces viennent séjourner à la surface pendant quelque temps, très probablement à l'époque du frai. C'est là du reste un point à suivre et à examiner de plus près.

Quoi qu'il en soit, les espèces remarquées pendant les mois de mars et d'avril dans ces conditions, se réduisent jusqu'à présent à quatre. Ce sont :

Hippocampus guttulatus, Uranoscopus scaber, Merlangus poutassou et *Zeus pungio.*

II. — Classe des Mollusques.

Jusqu'ici aucun hétéropode n'a été recueilli dans le Golfe.

Il en est presque de même des Ptéropodes. Si on excepte, en effet, *Creseis acicula* que l'on rencontre quelquefois à la surface, cet ordre ne compte aucun représentant. Cependant, à diverses reprises, j'ai recueilli flottant, surtout entre Maïré et Jarre, des coquilles vides de *Cymbulia Peronii* Cuv. et je n'avais jamais capturé cette espèce vivante jusqu'en 1884, époque à laquelle (13 mai) elle a été prise entre les îles et Méjean. C'est la première fois que ce Ptéropode a été constaté à l'état vivant dans notre rade.

D'autres espèces doivent également traverser notre Golfe, mais elles n'ont pas été recueillies vivantes. Tel est le cas de *Clio pyramidata* et d'*Hyalœa uncinata* trouvées mortes au Sud de Planier dans un limon jaunâtre gluant par 105 mètres de profondeur. Il en est de même d'*Hyalœa vaginella* ramenée par la drague.

Quant à l'ordre des Céphalopodes, il renferme quelques espèces que l'on peut regarder comme des types à la fois pélagiques et marcheurs (¹). Sur 15 espèces que cet ordre compte dans le Golfe, 9 ont été jusqu'ici prises à des profondeurs variables et en même temps à la surface. Ce sont :

1° *Octopus catenulatus.* — Assez commune dans les graviers vaseux de Riou et de Planier par 100-108 mètres où on la pêche avec les palangres, cette espèce peut quitter ces fonds et remonter plus ou moins près de la surface. C'est ainsi qu'elle a été capturée quelquefois dans les prairies littorales de zostères par 8 mètres de profondeur et qu'elle a été prise à la surface même de la mer, à deux époques différentes, le 15 mai 1879 et le 20 juin de la même année, entre les îles et Montredon. Un seul individu a été recueilli dans chacune de ces deux dernières pêches. Enfin un autre avait été capturé antérieurement au milieu des brisants du Pharo.

2° *Tremoctopus violaceus.* — C'est sans contredit le plus rare des Céphalopodes qui fréquentent notre rade. Il a été recueilli une unique fois et seulement à la surface (deux individus), entre les îles et Montredon, le 30 septembre 1879.

3° *Sepia officinalis.* — Un individu est rencontré à la surface le 5 mai 1887 par le travers de Méjean. Il avait sans doute quitté les fonds vaseux de la région Nord-Ouest du Golfe où cette espèce se trouve habituellement par 60-80 mètres. Ce

---

(¹) Considérations sur la faune pélagique de Marseille. *Annales*. Musée Hist^{re} nat. Marseille, tome II, Mém. 2.

n'est pas là toutefois un cas unique; car il n'est pas très rare de prendre la Seiche officinale dans les filets flottants employés pour la pêche de la Sardine. au large et à la surface, en des points où la profondeur est assez considérable. Bien plus, il est donné quelquefois d'en voir nager dans des anses tranquilles, à proximité du rivage.

Cette Sepia se trouve donc dans les fonds vaseux par 80-60 mètres dans les prairies profondes de zostères par 30-10 mètres, dans les prairies littorales par 10-2 mètres, enfin à la surface même.

4º *Sepiola Rondeletii.* — Elle se rencontre dans les mêmes fonds que la précédente espèce et, comme celle-ci, peut remonter et se maintenir à la surface, où sa présence a été constatée le 3 juin 1887, au large du Cap Couronne. On la voit quelquefois aussi, nageant dans les anses tranquilles.

5º *Loligo vulgaris.* — Probablement au moment de la reproduction, cette espèce peut abandonner son lieu d'élection (fonds vaseux de la région Nord-Ouest ou les espaces vaseux littoraux) et se rapprocher de la surface. Un individu a été pris dans ces conditions par un filet à Sardine (courantille) en avril 1883, près du Château d'If.

6º *Eledone moschatus.* — Rare dans les prairies profondes de zostères, " lou Pourpré doou mus „ des pêcheurs marseillais fréquente le pourtour des Zostères et les fonds vaseux de la région Nord-Ouest. C'est de tous les céphalopodes celui qui est le plus souvent pris à la surface, surtout au large de la Corbière et de Niolon.

7º *Ommastrephes sagittatus.* — Il habite les vases de la région Nord-Ouest par 60-80 mètres; mais il nage, s'approche quelquefois du rivage ou se montre à la surface, tantôt au large en des points où la profondeur est considérable, tantôt dans les anses tranquilles en compagnie des Seiches et des Sepioles.

A ces espèces il convient d'ajouter *Octopus tuberculatus* qui a été signalé par M. le professeur Marion comme faisant partie, mais à titre exceptionnel, de la zone littorale (0-2 mètres). Cette espèce a été prise le 25 mai 1870, au Pharo.

Enfin, un *Argonauta argo* est pris en avril 1875, dans le voisinage du château d'If et à la surface. Sa présence est tout à fait exceptionnelle dans notre rade, tandis qu'elle est, au contraire, très commune aux environs de Toulon et des îles d'Hyères, notamment à l'île de Porquerolles où de nombreux individus sont rejetés lorsque soufflent les vents du large.

Quant aux autres céphalopodes de Marseille, ils n'ont jamais été jusqu'à présent rencontrés à la surface. Voici d'ailleurs, avec leurs noms, les points qu'ils fréquentent et la profondeur où on peut les trouver :

	Zone littorale 0-2 mètres	Prairies littorales 2-10 mèt.	Prairies profondes 10-30 m.	Pourtour des Zosteres	Fonds vaseux 55-80 m.	Graviers vaseux de Riou et Planier 100-200 m.
Sepia bisserialis. . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . + . .	. . + . .
Sepia elegans.	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . + . .	. . + . .
Sepia Fillouxii	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . + . .	. . . . .
Loligo marmorea . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . + . .	. . . . .
Ommastrephes todarus	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . + . .	. . . . .
Octopus vulgaris . . .	. . + . .	. . + . .	. . + . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Octopus de Filippi . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	+ (rare).	. . . . .
Octopus macropus. . .	. . . . .	. . . . .	. . + . .	. . . . .	. . + . .	. . . . .

III. — Classe des Vers.

Une seule espèce prise à la surface appartient à cette classe. C'est une belle Planaire, *Jungia aurantiaca* Lang., qui a été capturée nageant à la surface, par le travers du château d'If et de l'île des Pendus, le 26 juin 1888.

IV. — Classe des Crustacés.

Indépendamment des espèces citées en 1884 dans les *Annales* du Musée de Marseille (mémoire n° 2) et dans les *Archives de*

Biologie (tom. IX 1889), il y a, dans le golfe, d'autres espèces qui font partie de la faune pélagique côtière. Ce sont :

1° *Siriella intermedia* Gourret (¹). — Calanque de Ratoneau, en compagnie de S. Clausii.

2° *Leptomysis marioni* Gourret. — Même habitat que la précédente.

3° *Thalestris robusta* Claus. — Vallon des Auffes; entre Niolon et Tiboulen de Ratoneau.

4° *Cyclops canthocarpoides* Fischer. — A la surface dans les calanques de Morgilet (île Ratoneau) et de Pomégues.

5° *Oikona* spec. ? — Morgilet; il s'en trouve aussi dans l'estomac des sardines.

6° *Cypridina mediterranea* Costa. — En juillet 1888, de nombreux individus sont recueillis à la surface dans la calanque de Morgilet (Ratoneau).

7° *Podon minutus* G.-O. Sars. J'ai recueilli ce cladocére en 1884 et en 1885 à Morgilet et aussi au château d'If. A diverses reprises, notamment en janvier, juin et juillet, le Salabre en a ramené plusieurs individus. Mais cette espèce n'est pas commune. Cependant il faut noter une abondance exceptionnelle de *Podon minutus* le 5 juillet 1887 ; on les trouve partout dans le golfe. Un peu avant cette époque, en mai, il y avait de nombreux individus dans l'estomac des sardines.

8° *Podon polyphemoides* Leuckt. — Encore moins commun que le précédent, ce Podon se rencontre quelquefois à la surface dans le voisinage des îles, ainsi que près du vallon des Auffes.

9° *Axius*. — Enfin, parmi les larves de crustacés prises à la surface, j'ai recueilli le 5 mai 1887 dans le voisinage de la Pointe rouge une larve d'Axius que j'ai représentée fig. 2.

(¹) *Annales* Musée Marseille, tome III, Mém. 5.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X.

Figure 1.

Trachypterus spinola Cuv. et Valenc. — Gr. nat.

Figure 2.

Zoé d'*Axius*.

Recherches sur le système cutané
et sur le système musculaire du Lombric terrestre

(Lumbricus Agricola Hoffmeister)

PAR

Paul CERFONTAINE,

docteur en sciences naturelles, assistant à l'Université de Liége.

(Planches XI à XIV.)

INTRODUCTION.

Un nombre assez considérable de travaux ont paru tant sur l'anatomie que sur l'histologie du Lombric.

L'ouvrage de M. *Charles Morren* (32), paru en 1826, est la base de nos connaissances sur l'anatomie du Ver de terre. Les travaux d'*Ewald Hering* (15) et de *J. d'Udekem* (50), qui ont fait connaître les ovaires, et celui de *C. Gegenbauer* (12), qui nous a donné les premières notions exactes sur la constitution et la répartition des organes segmentaires, relatent les principales découvertes dont l'anatomie du Lombric a été l'objet pendant la période qui s'étend de 1826 jusqu'en 1868.

En 1869, *Éd. Claparède* (4) publia ses recherches histologiques sur le Ver de terre; son mémoire est encore classique aujourd'hui; c'est un travail anatomique précis, exact, et si des erreurs s'y sont glissées çà et là, elles proviennent spécialement des méthodes histologiques défectueuses employées à cette époque.

Depuis ce temps, plusieurs travaux importants ont paru sur des points spéciaux relatifs à l'organisation et aussi à la structure de certains organes ou de certains appareils; signalons particulièrement les mémoires de *R. Horst* (18 et 19), de *A. von Mojsisowicz* (29 et 30) sur le système cutané, et les ouvrages récents de *Bergh* (53), de *Friedländer* (54), de *Jacquet* (55) et de *Ude* (56) sur les organes sexuels, le système nerveux, le système vasculaire et la constitution de la paroi du corps.

Citons encore la Monographie des Oligochètes, publiée en 1884 par *Fr. Vejdovsky* (51) qui, pour être un travail général, n'en renferme pas moins des données importantes sur le Lombric terrestre.

Bien des questions cependant réclament encore une solution et, comme le Ver de terre est un animal facile à se procurer et qui est pris constamment comme type d'Oligochète, il importe que l'on cherche à combler les lacunes que présente encore la connaissance de son organisation.

Qu'il me soit permis de remercier ici publiquement M. le professeur Édouard Van Beneden qui, après m'avoir engagé à entreprendre ce travail, n'a cessé de me prodiguer ses savants conseils et a bien voulu contrôler journellement mes résultats.

J'ai entrepris une série de recherches sur l'ensemble de l'organisation du Lombric, en vue d'arriver à faire une monographie anatomique de cet animal.

Je publie dès aujourd'hui les résultats obtenus en ce qui concerne le système cutané et le système musculaire, me réservant de faire connaître ultérieurement mes recherches sur la constitution des différents appareils du Ver de terre.

BIBLIOGRAPHIE.

La Bibliographie a été faite dans ces derniers temps d'une façon irréprochable par *Fr. Vejdovsky* (51).

Il nous énumère en tout deux cent quatre-vingt-trois ouvrages, parmi lesquels je citerai ceux qui ont plus spécialement rapport à l'espèce qui nous occupe :

1. Bloomfield, J., On the development of the Spermatozoa. P. I. Lumbricus (*Quart. Journ. of micr. sc.*, vol. XX).
2. Bosc, Histoire naturelle des Vers pour faire suite au Buffon. Article Naïade et Lombric. Paris, 1830.
3. Charvin, P., Le Lombric terrestre. Paris, imp. appart., 1852.
4. Claparède, E., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (*Z. f. w. Z.*, Bd. XIX, 1869).
5. Clarke, J. Lockhart, On the nervous system of Lumbricus terrestris (*Roy. Soc. Proc.*, VIII, 1856).
6. Cohn, F., Ueber die Phosphorescenz der Regenwürmer (*Z. f. w. Z.*, 1873).
7. Dufour, L., Notice sur les cocons ou les œufs du Lumbricus terrestris (*Ann. sc. nat.*, 1re série, t. V, 1825).
8. Dufour, L., Nouvelle notice sur les œufs du Lumbricus terrestris (*ibid.*, 1828).
9. Dugès, Ant., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches (*ibid.*, 1828).
10. Fitzinger, L., Beobachtungen über die Lumbrici (*Isis*, 1833).
11. Fraisse, P., Ueber Spermatophoren bei Regenwürmern (*Arbeit. in zool. Inst. in Würzburg*, Bd. V).
12. Gegenbauer, C., Ueber die sogenannten Respirationsorgane der Regenwürmer (*Z. f. w. Z.*, Bd. IV, 1853).
13. Grass, Lumbricorum terrestrium regeneratio (*Acta Acad. nat. curios.*, 1689).
14. Grube, Ed., Ueber den Lumbricus variegatus Müller's und ihm verwandte Anneliden (*Wiegmann's Archiv*, 1844).
15. Hering, Ew., Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes (*Z. f. w. Z.*, IV, 1857).
16. Hoffmeister, W., De vermibus quibusdam ad genus lumbricorum pertinentibus. Berolini, 1842.
17. Hoffmeister, W., Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig, 1845.

18. Horst, R., Aanteekeningen op de anatomie van Lumbricus terrestris (*Tijdschr. nederl. dierk. Vereen.*, deel III, 1876).

19. Horst, R., Die Lumbricidenhypodermis (*ibid.*, deel IV, afl. 1, p. 56).

20. Kleinenberg, N., The development of the Earthworm (*Quart. Journ. of. micr. sc.,* 1880).

21. Lankester, E., Anatomy of the Earthworm (*Transact. of the micr. Soc. London*, 1864).

22. Lankester, E., On the structure and origin of the Spermatophors (*Quart. Journ. of. micr. sc.*, 1871).

23. Leo, J., Dissertatio inauguralis de structura Lumbrici terrestris. Regiomonti, 1820.

24. Leo, J., Ueber die Fortpflanzung der Regenwürmer (*Isis,* 1820).

25. Leydig, Fr., Ueber das Nervensystem der Anneliden (*Müller's Archiv,* 1862).

26. Leidig, Fr. Ueber Phreoryctes menkeanus nebst, etc. (*Arch. f. micr. Anat.,* I, 1865).

27. Meckel, J.-F., Ueber die Zeugung der Regenwürmer (*Meckel's deutsch. Arch. f. Phys.,* 1815).

28. Meckel, H., Ueber Geschlechtsapparat einiger hermaphroditen Thiere (*Müller's Archiv*, 1844).

29. Mojsisowicz, A. (von), Ueber den Bau der Lumbricidenhypodermis (*Sitz. d. kais. Acad. d. Wiss. in Wien,* 1877).

30. Mojsisowicz, A. (von), Zur Lumbricidenhypodermis (*Zool. Anzeiger,* 1879).

31. Montègre, A. (de), Observations sur le Lombric ou Ver de terre. Paris, Musée d'hist. nat., 1815.

32. Morren, Ch., Descriptio structuræ anatomicæ et expositio historiæ naturalis Lumbrici vulgaris sive terrestris. Bruxelles, 1826.

33. Morren, Ch., De Lumbrici terrestris historia naturalis nec non anatome tractatus. Bruxelles, 1822.

34. Newport, G., On the reproduction of lost parte in Earthworm (*Proc. Lin. Soc.*, 1855).

35. Perrier, Edm., Recherches pour servir à l'histoire des Lombricins terrestres (*Nouv. arch. du Mus.* Paris, 1872).

36. Perrier, Edm., Organisation des Lombricins terrestres (*Arch. de zool. exp. et gén.*, 1873-1874).

37. Perrier, Edm., Note sur l'accouplement des Lombricins (*ibid.,* 1875).

38. PONTALLIÉ, Recherches sur la nutrition et la reproduction du Lombric terrestre (*Ann. sc. nat.*, 1853).

39. POWER D'ARCY, On the endothelium of etc. (*Quart. Journ. of micr. sc.*, 1878).

40. QUATREFAGES, A. (DE), Mémoire sur le système nerveux (*Comptes rendus Acad. sc. Paris*, 1852).

41. QUATREFAGES, A. (DE), Note sur la classification des Annélides (*Ann. sc. nat.*, 1863).

42. RATZEL und WARSCHAWSKY, Zur Entwicklungsgeschichte der Regenwürmer (*Z. f. w. Z.*, 1868).

43. RORIE, JAMES, On the nervous system of Lombricus terrestris (*Quart. Journ. of micr. sc.*, 1863).

44. SAN GIOVANNI, Ueber die Reproduction des Regenwurmes (*Froriep's Notizen*, 1824).

45. SCHWALBE, Ueber die Muskelfasern von Lumbricus (*Arch. f. micr. Anat.*, 1869).

46. SURRIRAY, Notes sur quelques parasites et produits organiques du Lombric terrestre (*Ann. sc. nat.*, 1836).

47. TREVIRANUS, G., Ueber die Zeugung des Regenwurmes (*Tiedemann's Zeitschr. f. Phys.*, 1835).

48. TROUESSART, E., Sur les constructions terriformes des Vers de terre en France (*Comptes rendus Acad. sc. Paris*, t. XCV).

49. UDEKEM, J. (D'), Développement du Lombric terrestre (*Mém. cour. et mém. sav. étr. Acad. Belg.*, 1855).

50. UDEKEM, J. (D'), Mémoire sur les Lombricins (*Mém. Acad. roy. de Belg.*, 1862).

51. VEJDOVSKY, FR., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag, 1884.

52. WICHMANN, Vom Gürtel des Regenwürmes (*Bcrol. naturf. Fr. Berl.*, 3, 1777).

Ajoutons-y quelques ouvrages publiés depuis lors, à savoir :

53. BERGH, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer (*Z. f. w. Z.*, XLIV, 1886).

54. FRIEDLÄNDER, B., Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems von Lumbricus (*ibid.*, 1888).

55. JACQUET, M., Recherches sur le système vasculaire des Annélides (*M. T. zu Neapel*, 1885).

56. UDE, HERRMANN, Ueber die Rückenporen der terricolen Oligochaeten nebst Bemerkungen, etc. (*Z. f. w. Z.*, Bd. XLIII, 1886, p. 87).

I.

CARACTÈRES EXTÉRIEURS.

Mon intention n'est pas ici de décrire tous les caractères extérieurs du Ver de terre ; je veux relever seulement certains points encore discutés aujourd'hui.

On lit généralement dans les traités de zoologie que le nombre des anneaux chez le Lombric est d'environ cent quatre-vingts.

Il y a là certainement de l'exagération, car, en général, je n'ai compté que de cent à cent cinquante anneaux et, chez le plus grand exemplaire que j'aie eu entre les mains, un individu qui, conservé dans l'alcool, mesure 33 centimètres de long, je ne compte que cent quarante-trois anneaux. Et cependant, d'après la diagnose donnée dans ces derniers temps par *Ude* (56) pour le *Lumbricus agricola* (*herculeus* de Savigny), c'est bien de cette espèce qu'il s'agit.

La forme du Ver est cylindroïde, mais elle varie constamment quand l'animal est en mouvement.

La forme cylindrique est surtout apparente à l'extrémité antérieure et la coupe transversale y est toujours nettement circulaire, que l'individu soit pris à l'état d'extension ou à l'état de contraction.

Dans la région moyenne et dans la partie postérieure, la forme est cylindrique, un peu aplatie ventralement quand le Ver est à l'état d'extension ; mais, lors de la contraction, la forme varie énormément, la coupe transversale devient, dans ce cas, un quadrilatère irrégulier, à trois côtés plans ou légèrement concaves et un quatrième côté convexe. Le côté convexe est le plus grand et situé du côté du dos, la face ventrale est constituée par un côté plan légèrement concave et les deux autres côtés, plus petits que ce dernier, sont latéraux, mais plus rapprochés de la ligne médio-ventrale que de la ligne médio-dorsale.

Les angles du quadrilatère sont occupés chacun par un groupe de soies.

Le nombre des soies est déterminé pour chaque segment et est le même pour tous. Tous les anneaux portent des soies ; il n'y a d'exception que pour le segment buccal et l'anneau anal. Quelquefois, cependant, plusieurs segments, à l'extrémité postérieure, ne portent pas de soies.

Un organe très apparent sur des individus bien développés, c'est ce que l'on désigne sous le nom de *clitellum* ou ceinture. Il se fait remarquer par sa couleur pâle blanc-jaunâtre et règne surtout du côté du dos et sur les faces latérales du corps. Il a l'apparence d'une selle plutôt que d'une véritable ceinture. Sa place et son étendue ont été controversées dans les différents ouvrages traitant de ces questions.

Comme on le sait depuis le mémoire de *Hermann Ude* (56) sur les pores dorsaux des Oligochètes et sur la systématique des Lombricides, la ceinture, chez l'espèce *agricola*, occupe l'étendue de six segments et ce sont les segments 32, 33, 34, 35, 36, 37 ; sur les bords de la face ventrale de la ceinture règnent deux bourrelets très apparents désignés par Ude sous le nom de *Tubercula pubertatis ;* ils occupent les segments 33, 34, 35 et 36.

A propos de ces chiffres, disons qu'il faut s'entendre sur la numération des segments du Lombric. Il en est parmi les auteurs qui comptent comme numéro 1 le segment buccal, d'autres ne commencent la numération qu'au segment suivant. C'est ainsi que, pour *Claparède* (4) et d'autres, les orifices sexuels mâles se trouvent sur le 15^e anneau antérieur, tandis que pour *H. Ude* (56) et *Bergh* (53), ils sont sur le 14^e segment antérieur. De même, pour la région de la ceinture, pour les premiers, on a cet organe du 32^e au 37^e segment, tandis que pour les seconds elle se trouve du 31^e au 36^e segment inclus. Je me rallierai à la première opinion, et cela pour des considérations que je ferai valoir en parlant du système nerveux central. La diversité d'opinion provient de ce qu'on n'est pas bien fixé sur la valeur morphologique du segment buccal.

Depuis les *Tubercula pubertatis* de *Hermann Ude* jusqu'aux orifices sexuels mâles, donc du 31^e jusqu'au 15^e segment, s'étendent deux bourrelets peu apparents sur le vivant, mais qui deviennent très nets après traitement par certains réactifs, tel que le liquide de Kleinenberg, ou acide picro-sulfurique.

Nous reviendrons sur ces organes en faisant l'étude de la ceinture. Quant aux teintes irisées que présentent les Lombrics vivants, nous en parlerons à propos de la cuticule.

Nous verrons qu'elles ont leur raison d'être dans les stries de la cuticule et dans un pigment que l'on rencontre dans la couche des muscles circulaires.

II.

PAROI DU CORPS.

Nous étudierons la constitution de la paroi du corps ou tube musculo-cutané, en y distinguant, comme on l'a fait jusqu'ici, les parties suivantes :

A. La *cuticule;*
B. L'*hypoderme ;*
C. Les *couches musculaires;*
D. La *membrane péritonéale.*

Dans l'étude de l'hypoderme, nous consacrerons un chapitre à
1° L'*hypoderme proprement dit,* un autre à
2° La *ceinture* ou *clitellum* avec ses dépendances.

Et les trois premiers chapitres de la partie histologique de ce travail traitant respectivement de la *cuticule,* de l'*hypoderme,* de la *ceinture,* constitueront dans leur ensemble l'étude du *système cutané* du Ver de terre.

A. Cuticule.

La cuticule est une mince membrane constituant l'enveloppe extérieure du corps.

On arrive aisément à la détacher chez des individus ayant macéré dans une solution très étendue d'acide chromique (1 pour 2,000) ou dans le liquide de Müller fortement dilué.

Vejdovsky (51) préconise, à cet effet, l'emploi de l'alcool très faible ou de l'eau. Cette dernière présente cependant un grand inconvénient ; le Ver mort se décompose rapidement dans l'eau, de sorte que l'on ne peut prolonger la macération au delà d'environ vingt-quatre heures sans altérer profondément les tissus, au point qu'ils se déchirent au moindre contact lorsqu'on veut enlever la cuticule ; si l'on veut la détacher avant ce délai, elle ne se prête pas bien à l'examen microscopique, parce qu'un grand nombre d'éléments hypodermiques y restent adhérents et empêchent de voir les détails de structure.

Quant à l'alcool faible, c'est lui qui donne les meilleurs résultats.

Des individus, tués au préalable, sont placés dans une quantité assez notable d'alcool au tiers. Après trois ou quatre jours, il suffit d'inciser la paroi du corps dans toute la longueur, et la cuticule se détache pour ainsi dire spontanément.

Je suis arrivé de la sorte à faire des préparations de cuticules entières, bien propres, exemptes de tout élément des couches plus profondes.

Il est bon de se servir de ciseaux courbes dans cette opération, afin de mieux éviter les déchirures le long du bord de l'incision. On fait une légère entaille vers le milieu du corps, puis on la prolonge successivement jusqu'aux deux extrémités.

On arrive au même résultat en employant de l'alcool plus fort, par exemple à 65°, ce qui prouve que ce n'est pas uniquement par suite de la macération que la cuticule se détache, mais surtout par suite de la contraction subie par les parties sous-jacentes, alors que la cuticule elle-même se contracte très peu.

Par suite de ce fait, l'espace, si l'on peut ainsi s'exprimer, que la cuticule circonscrit et dans lequel sont les parties molles, devient plus grand que le contenu et celui-ci se détache de son enveloppe ; de là, l'apparition de plis dans la cuticule.

Ce phénomène nous explique aussi pourquoi, dans les coupes pratiquées à travers les téguments, nous trouvons si souvent la cuticule détachée de l'hypoderme sous-jacent. Ce qui milite encore en faveur de cette manière de voir, c'est que, lorsqu'on fend longitudinalement les morceaux de Lombric avant de les durcir, le décollement de la cuticule se fait à un bien moindre degré. On peut comparer ce phénomène à ce qui se passe chez les Tuniciers. Dans les exemplaires conservés dans l'alcool, chez certaines espèces, les parties molles se détachent complètement de la tunique externe. Seulement, la chose est moins apparente chez le Lombric.

La cuticule ainsi détachée présente encore les reflets irisés que l'on observe sur les Lombrics vivants ; cette irisation est surtout apparente pendant la vie à la face dorsale et plus particulièrement dans le tiers antérieur du corps.

C'est dans l'ouvrage de *Perrier* (36) sur les Lombricins terrestres, que nous trouvons la meilleure interprétation sur les causes de ces teintes : " C'est en partie à la présence des stries de la cuticule que les téguments des Lombrics doivent les reflets irisés qu'ils présentent et qui se relient aux phénomènes d'interférence bien connus en physique sous le nom de phénomènes des réseaux, combinés peut-être aux phénomènes d'anneaux colorés que doit nécessairement produire la lumière se jouant à travers une enveloppe aussi mince. La diminution d'éclat et même la disparition complète de ces teintes qui s'observe chez les Lombrics conservés dans l'alcool, tient en partie aux contractions que détermine ce liquide et qui transforment la surface habituellement lisse de ces animaux en une surface ridée peu propre à la production des jeux de lumière, en partie aux coagulations qui se produisent et qui enlèvent aux tissus la semi-transparence qui contribue pendant la vie à l'éclat des teintes. „

Il est évident que les stries de la cuticule sont pour une large part dans la production des teintes irisées en question ; cependant, le pigment brun noir que l'on trouve dans la couche des muscles circulaires y joue également un grand rôle, ce que *Perrier* (36) ne semble pas prendre en considération, puisqu'il ajoute même que la semi-transparence des tissus contribue à l'éclat des teintes.

Ces irisations sont surtout apparentes là où le pigment est le plus abondant et les jeux de lumière ne se manifestent nullement dans les endroits où ce pigment fait défaut.

De même, une cuticule détachée et placée sur fond blanc ne présente pas d'irisations, alors que, placée sur fond noir, elle donne lieu aux phénomènes en question dans toute son étendue.

Nous avons dit que l'on place dans l'alcool des individus préalablement tués. La manière de tuer les Lombrics sans donner lieu à des inconvénients pour les recherches ultérieures, c'est là une question de la plus haute importance.

Je vais indiquer successivement les diverses méthodes qui m'ont donné de bons résultats.

1° Le chloroforme, agissant, non pas directement par ses vapeurs, ce qui donne lieu à de violentes contractions et à une abondante sécrétion de mucus, mais, suivant les indications de *Perrier* (36), peut être utilement employé. A cet effet, on place les individus dans une cuvette à dissection et, après les avoir submergés dans de l'eau, on place dans un des coins du baquet un verre à montre renfermant quelques gouttes de chloroforme ; on recouvre le tout d'une plaque de verre.

Le chloroforme diffuse lentement dans l'eau et les Vers sont ordinairement anesthésiés au bout d'une demi-heure ; d'autres fois, cependant, l'action doit se prolonger plus longtemps, ce qui tient à la vigueur plus ou moins grande des individus, à l'épaisseur de la couche d'eau, à la quantité de chloroforme, etc. L'animal s'endort peu à peu sans subir de contractions et, si l'action est suffisamment prolongée, meurt dans un état d'extension parfaite ;

2° Un second procédé, très recommandable lorsqu'on veut fixer les tissus par l'action des alcools successifs, c'est de placer, comme tantôt, les individus dans une cuvette renfermant une couche d'eau d'un demi-centimètre d'épaisseur et, après avoir recouvert d'un papier-filtre, on y laisse tomber, goutte à goutte, de l'alcool fort (95°, par exemple) ; au bout de quelque temps, les Vers sont morts et parfaitement étendus ;

3° Enfin, une méthode qui est excellente, sinon la meilleure de toutes, c'est l'emploi du curare.

A l'aide d'une petite seringue, après avoir percé la paroi du corps au moyen de la canule, on injecte environ 2 centimètres cubes d'une solution de curare à 1 pour 500. On place ensuite l'animal dans l'eau et, après un quart d'heure environ, il est complètement immobilisé.

Soit dit en passant, le chloral, qui donne de si beaux résultats pour d'autres animaux, ne peut être employé ici ; j'ai fait usage sans succès de diverses solutions, depuis un demi jusqu'à 3 pour 100. Dans les solutions faibles, l'animal n'est pour ainsi dire pas incommodé, et, dans les solutions fortes, il se livre à de violentes contractions, tout en résistant très longtemps.

Il serait donc inutile d'essayer des solutions plus concentrées encore, puisque l'animal mourrait dans un état de contraction fort préjudiciable pour les recherches ultérieures.

Structure. — La structure de la cuticule ne peut s'observer que sur des préparations fraîches, parce que l'examen doit se faire dans l'eau ou, mieux encore, dans l'alcool. On fait avantageusement usage d'alcool méthylique, qui a un indice de réfraction moindre que les alcools supérieurs, de telle façon que l'on y peut mieux voir les éléments de la cuticule.

D'un côté, les préparations à l'alcool ou à l'eau, fermées au moyen de paraffine, gomme-laque, etc., sont gâtées au bout de quelques jours ; d'un autre côté, on ne peut observer aucun détail de structure sur des préparations montées dans le baume de Canada, résine d'Ammar, glycérine, parce que, dans ces substances, les éléments de la cuticule ayant un indice de réfraction très voisin, sinon identique, les préparations deviennent complètement transparentes, au point que l'on ne peut absolument plus rien voir.

On éprouve quelquefois bien des difficultés pour arriver à bien étendre sur porte-objet des membranes aussi minces. C'est cependant une condition *sine qua non* pour que l'examen puisse bien être fait.

La manière d'opérer la plus recommandable est la suivante : on découpe un morceau de cuticule dans telle ou telle région du corps que l'on veut examiner. On opère dans une cuvette à dissection à moitié remplie du liquide dans lequel l'examen doit être fait. Un porte-objet est placé au fond du baquet et, à l'aide d'une aiguille, on amène le morceau de cuticule au-dessus de la lame de verre. En soulevant alors cette dernière d'un côté et tout en maintenant de ce même côté la cuticule appliquée contre le verre, on verra celle-ci s'étaler sans qu'il reste de plis à mesure qu'elle sort du liquide. Après avoir convenablement essuyé le porte-objet, il ne reste plus qu'à ajouter une goutte de liquide et placer le couvre-objet pour pouvoir procéder à l'examen microscopique.

La cuticule, à un faible grossissement, se présente comme une mince membrane parsemée d'une quantité innombrable de petits points noirs (pl. XI, fig. 5).

Sur chaque segment, si l'on fait exception pour le segment céphalique et le plus souvent un, quelquefois plusieurs segments à l'extrémité postérieure, on aperçoit comme huit petits tubes disposés en quatre groupes de deux et répondant aux soies. C'est qu'au niveau des soies la cuticule s'invagine vers l'intérieur pour leur constituer une sorte de gaine qui s'enlève en même temps que la cuticule. Quelquefois la soie y reste engagée comme dans un fourreau et c'est alors qu'on obtient ce que nous montre la figure 5, planche XI.

Deux invaginations semblables répondent aux orifices des canaux segmentaires ; elles se trouvent sur le bord antérieur de chaque segment, à la face ventrale, en avant des soies. Il en est de même au niveau des orifices sexuels mâles et femelles, sur le 15^e et le 14^e anneau, et aux orifices des réceptacles séminaux, dans les sillons séparant le 9^e du 10^e, et le 10^e du 11^e segment.

On constate le même fait au niveau de l'anus, et la plus remarquable des invaginations, qui peut atteindre 2 centimètres de longueur, est au niveau de l'orifice buccal.

Claparède (4) décrit pareille invagination au niveau des pores dorsaux; mais *Hermann Ude* (56) a démontré, dans ces derniers temps, qu'il n'en est pas ainsi.

On peut s'en assurer sur des coupes longitudinales ou transversales de la paroi du corps; au niveau de ces orifices, que l'on trouve en général chez l'espèce qui nous occupe à partir du 8e segment antérieur, au fond des sillons intersegmentaires, sur la ligne médio-dorsale, la cuticule s'arrête brusquement sans subir aucune modification et présente simplement une solution de continuité. L'erreur commise par le savant génevois se comprend aisément, vu que cet auteur s'était fondé sur l'examen de coupes faites tangentiellement à la surface du corps.

Les pores dorsaux s'ouvrent au fond des sillons intersegmentaires; de plus, l'emploi des réactifs fixateurs produit toujours une certaine contraction qui infléchit plus ou moins vers l'intérieur les différentes couches de la paroi du corps, de sorte qu'une coupe horizontale, parallèle à la surface, passera à la fois par la cuticule et les autres couches constituantes de l'enveloppe musculo-cutanée, et c'est ainsi que *Claparède* a pu conclure à une invagination de la cuticule au niveau des pores dorsaux.

Un examen plus minutieux, fait à un plus fort grossissement, nous montre la cuticule parsemée d'une quantité de petites croix (pl. XI, fig. 2), et, à l'intersection des deux branches de chaque croix, se trouve, soit une tache sombre, quand on met au point le plan superficiel, soit un point clair, quand c'est le plan profond qui s'y trouve. Cette tache ou ce point clair n'est autre chose qu'un trou dans la cuticule, et c'est à travers ces orifices que des glandes mono-cellulaires situées dans la couche sous-jacente (*hypoderme de Weissmann*) déversent à la surface du corps leur produit de sécrétion.

Dans toute l'étendue de la ceinture, du 32e au 37e anneau inclus, ces orifices sont beaucoup plus nombreux que partout ailleurs, ce qui est en rapport avec l'énorme quantité de glandes développées dans l'hypoderme de cette région du corps (pl. XI, fig. 3).

Ces petits orifices font défaut sur une étroite bande en avant et en arrière de chaque sillon intersegmentaire. Ils manquent également, comme *Claparède* (4) et *Mojsisowicz* (29) le font remarquer, autour des follicules sétigères; il en est de même autour de toutes les ouvertures au niveau desquelles la cuticule s'invagine vers l'intérieur du corps (pl. XII, fig. 19).

Dans les quatre ou cinq segments antérieurs et dans quelques segments de l'extrémité postérieure, ces orifices excréteurs de glandes sont relativement très peu nombreux sur une bande étroite répondant au milieu de chaque segment. Dans l'étendue de cette bande, on trouve de petits espaces ronds ou ovalaires où la cuticule amincie présente encore des ouvertures beaucoup plus petites que celles des glandes, et ces espaces répondent à des organes de sens que je décrirai plus loin dans l'étude de l'hypoderme (pl. XI, fig. 1).

Ces espaces sont surtout abondants aux extrémités du Ver, mais on les trouve encore éparpillés çà et là sur toute la surface du corps. Cependant, c'est toujours sur un cercle passant par les huit soies et répondant, par conséquent, au milieu des segments qu'on les rencontre en plus grande abondance et plus particulièrement au voisinage même des soies (pl. XII, fig. 19).

Ces îlots de fins pores ont été décrits en premier lieu par *F.-E. Schulze*, mais uniquement sur le lobe antérieur du segment céphalique. *Mojsisowicz* (29) ne les signale également que sur le premier segment antérieur.

La petite croix que l'on remarque à chaque canal excréteur de glande et dont les bras vont diminuant de largeur à partir même de l'orifice, provient de ce que la cuticule est parcourue par deux systèmes de stries qui sont beaucoup plus apparentes au voisinage des orifices glandulaires, par suite d'un écartement plus accentué des éléments constitutifs de la cuticule.

Ces deux systèmes de stries ont été décrits par *Claparède* (4) comme se coupant sous un angle de 70° à 75°; pour *Perrier* (36), l'angle est de 80°; enfin, pour *Mojsisowicz* (29), il est à peu près droit. Cette dernière manière de voir est la vraie.

Quant à la direction de ces stries, il n'y a que *Mojsisowicz* qui en parle; il décrit un système comme longitudinal, l'autre comme circulaire.

Il nous dit que, sur une coupe transversale du corps, on peut distinguer dans la cuticule deux assises, une externe longitudinale et une interne épaisse de faisceaux circulaires (1). Il donne une figure schématique de cette disposition.

D'après mes observations, je ne puis nullement confirmer cette manière de voir de *Mojsisowicz* (29), car, en examinant de face un morceau de cuticule et en tenant compte de son orientation, on peut aisément s'assurer de ce que les deux systèmes de stries sont obliques par rapport à l'axe du corps.

Les deux systèmes se coupent à angle droit et toutes les stries font avec l'axe longitudinal du corps un angle de 45°.

Il est donc évident qu'une coupe transversale passera obliquement à travers tous les faisceaux de la cuticule et, par suite, il est impossible d'observer sur pareille coupe deux assises de faisceaux dont l'une serait longitudinale et l'autre circulaire.

Une autre question, c'est de savoir si les deux systèmes de stries sont, oui ou non, dans un même plan.

D'Udekem (50) nous dit que la surface externe de la cuticule est striée dans deux sens par des lignes formant des losanges; pour lui, toutes ces lignes seraient donc dans un même plan.

Claparède (4) ne nous dit rien à ce propos. *Vogt* et *Yung* (2) laissent la question irrésolue, car, d'après eux, " ces stries sont peu profondes et nous n'avons pas réussi à diviser la cuticule en carrelets ou en rubans par l'emploi de réactifs. „

F.-E. Schulze nous rapporte qu'il est parvenu à dissocier la cuticule en faisceaux après l'action du liquide de Müller.

Pour arriver à dissocier les éléments constitutifs de la cuticule, il suffit de prendre sur porte-objet, un morceau de cuticule d'un individu ayant macéré dans l'alcool au tiers et en déchirant, autant que possible, au moyen d'aiguilles fines, il arrive presque toujours que l'on peut observer sur le bord de certains fragments des rubans isolés de substance cuticulaire (pl. XI, fig. 4).

---

(1) « Wie F.-E. Schulze zuerst beobachtete sind die Fasern dieses Streifensystems isolirbar, und lassen sich an Querschnitten, durch die Cuticula, zwei verschiedene Schichten an derselben unterscheiden; eine dicke, innere circuläre und eine äussere aus längsverlaufenden Fasern gebildete. » (Siehe Fig. 7.)

(2) VOGT und YUNG. *Traité pratique d'anatomie comparée,* 1885.

Cette seule observation permet d'affirmer avec certitude que les deux systèmes de stries ne sont pas dans un même plan, puisque les faisceaux dont les stries ne sont que les limites sont dans des plans différents.

Les préparations de faisceaux isolés ne permettent pas plus que l'examen de la cuticule par transparence, de trancher la question de savoir s'il y a deux ou plusieurs assises de faisceaux.

Pour cela, il faut recourir à des coupes passant perpendiculairement à travers les faisceaux d'une direction, longitudinalement à travers ceux de l'autre direction.

On détache un morceau du tube musculo-cutané et après l'avoir bien étalé et enchâssé, on en fait des coupes dans une direction faisant angle de 45 degrés avec l'axe longitudinal du corps.

L'examen de telles préparations colorées sur porte-objet (¹) nous montre que la cuticule reste presque toujours en place, même dans des coupes très fines ; quand on pratique, au contraire, des coupes longitudinales ou transversales, la cuticule se détache souvent, se déchire même dans la plupart des cas. Ceci tient : 1° en partie à ce que la cuticule s'imprègne mal de paraffine, mais 2° certes aussi à l'obliquité des coupes par

---

(¹) La cuticule ne se colore pour ainsi dire pas dans les matières colorantes couramment employées dans les laboratoires, telles que le carmin boracique, le picrocarminate d'ammoniaque, etc. On arrive a la colorer en bleu par l'hématoxyline en suivant ce procédé .

1° Enduire le porte-objet d'une mince couche d'une solution de coton poudre à 1 °/₀ dans l'essence de girofle ;

2° Ranger les coupes ;

3° Évaporer à l'étuve à 50 ou 60 degrés pendant une ou deux heures ;

4° Laver à l'essence de térébenthine ;

5° Laver a l'alcool absolu ;

6° Colorer pendant une heure à la chambre humide par une solution d'hématoxyline de *Paul Mayer*.

rapport aux faisceaux de la cuticule, et 3° à ce que dans le cas des coupes faisant angle de 45° avec l'axe longitudinal du corps, on étale la paroi du corps et alors la cuticule reste mieux accolée aux parties molles que lorsqu'on durcit un morceau de Ver non fendu en longueur.

L'examen le plus attentif ne permet pas de distinguer les faisceaux coupés transversalement de ceux coupés longitudinalement, mais dans certaines préparations il apparaît une ligne assez nette, marquant la limite entre deux couches. Cette ligne se trouvant vers le milieu de l'épaisseur, il est éminemment probable que dans ce cas la cuticule est constituée par deux assises (pl. XI, fig. 8).

C'est également sur ces coupes qu'on a le plus souvent l'occasion de voir que les ouvertures décrites dans la cuticule communiquent avec les glandes hypodermiques et leur servent de canaux excréteurs.

Un point très intéressant que nous dévoilent aussi ces préparations, c'est qu'indépendamment de ces canaux, on distingue dans la cuticule une infinité de petites lignes y produisant une sorte de striation perpendiculaire à la surface du corps. Toutes ces petites lignes nous indiquent probablement de petits canalicules traversant la cuticule. Ce seraient là de véritables canaux poriques mettant le protoplasme des cellules hypodermiques en rapport avec l'extérieur (pl. XI, fig. 8).

Claparède (4), s'étant trompé sur la véritable signification des orifices excréteurs des glandes, avait pris ceux-ci pour des canaux poriques (*Porencanäle*).

Quand on fait l'examen de la cuticule d'individus n'ayant macéré que deux ou trois jours dans l'alcool au tiers, on observe un fait assez intéressant et qui a son importance, parce qu'il nous indique la forme qu'affectent les cellules hypodermiques au voisinage de la cuticule.

C'est la présence d'un réseau à mailles polygonales à la face interne de la cuticule.

Perrier (36) est le seul qui ait fait mention de cette particularité.

Il nous dit : “ Les alvéoles, au lieu d'affecter une forme polygonale, se présentent avec une forme arrondie ; ce sont les espaces alvéolaires (*Wabenräume*) que Claparède considère comme glandes rudimentaires. „

Il regarde donc les alvéoles comme correspondant aux glandes de l'hypoderme, et les lignes délimitant les alvéoles comme répondant aux cellules de ce même hypoderme.

Cette manière de voir doit être complètement abandonnée, en ce sens que les alvéoles correspondent aux cellules, les lignes qui les délimitent à la substance intercellulaire.

Perrier (36) a été conduit probablement à émettre cette idée, parce que, si l'on fait par transparence l'examen de la paroi du corps dans une région où les glandes sont assez abondantes et qu'on met au point à mi-hauteur environ de la couche hypodermique, on voit des espaces clairs arrondis ou ovalaires séparés par des lignes plus sombres. Dans cette image, les espaces arrondis ou ovalaires sont les glandes, les lignes qui les délimitent sont des parties amincies des cellules protoplasmiques interposées entre ces glandes.

En partant de ce fait. *Perrier*, en examinant la face interne de la cuticule, a cru sans doute revoir les mêmes éléments affectant les mêmes rapports.

Les polygones, il les décrit comme arrondis, alors qu'ils sont parfaitement polygonaux, si ce n'est légèrement arrondis aux angles quand on examine le réseau au voisinage immédiat de la cuticule.

Voici deux arguments décisifs en faveur de ma manière de voir :

1° J'ai dit plus haut que sur une étroite bande en avant et en arrière de chaque sillon intersegmentaire, il n'y a pas d'ouverture de glandes dans la cuticule, par conséquent en ces endroits il n'y a pas d'éléments glandulaires dans l'hypoderme ; or, c'est précisément là que le réseau est le plus régulier et que les mailles sont parfaitement polygonales (pl. XI, fig. 7) ;

2° En second lieu, quand il existe des orifices de glandes dans la cuticule, ceux-ci apparaissent sur le trajet des lignes qui délimitent les polygones, alors qu'ils devraient se trouver au milieu des alvéoles dans le cas où celles-ci répondraient en réalité aux glandes (pl. XI, fig. 6).

Il arrive de temps en temps que l'on trouve un orifice de glande vers le milieu d'un grand polygone; c'est que la travée sur laquelle se trouvait l'orifice s'est détachée de la cuticule lors de l'enlèvement de cette dernière. Cela se comprend aisément; dans le cas où les orifices glandulaires font défaut, il est tout naturel que le réseau soit plus régulier, puisque les polygones sont alors délimités par des lignes continues, alors que dans les régions glandulaires il y a des interruptions sur le parcours des travées au niveau des orifices.

Les ouvertures des glandes apparaissent tantôt comme un simple petit orifice sur le parcours d'une travée de substance intercellulaire, tantôt au milieu d'un petit cercle parce que l'extrémité effilée de la glande est restée adhérente à la cuticule (pl. XI, fig. 6).

Ce réseau provient de ce que les cellules hypodermiques sont séparées au voisinage de la cuticule par une bande relativement épaisse de substance intercellulaire. Cette substance étant de nature analogue à la cuticule, il se fait qu'elle y adhère plus fortement que le reste des cellules.

A la coupe, les travées présentent une forme de coin à base dirigée en dehors et sommet en dedans; de sorte que ces polygones délimitent à la face interne de la cuticule des alvéoles à convexité dirigée vers l'extérieur, et dans ces alvéoles sont logés les sommets plus ou moins bombés des cellules hypodermiques.

Développement. — Il est éminemment probable que la cuticule n'est que le résultat de la transformation du protoplasme superficiel des cellules hypodermiques.

Sa structure est d'une régularité parfaite et l'on peut supposer, non sans fondement, que les faisceaux de la cuticule résultent d'une sorte de kératinisation de la substance interfibrillaire du protoplasme; les stries seraient alors le résultat de la disparition plus ou moins complète du treillis protoplasmatique, et cela est d'autant plus probable que, bien souvent aux entre-croisements des stries, apparaissent des renflements tout à fait analogues à ceux que l'on constate aux intersections des filaments du treillis protoplasmatique.

La cuticule peut se régénérer quand elle vient à être enlevée accidentellement en quelque point de la surface du corps.

B. HYPODERME.

Comme nous l'avons dit plus haut, nous distinguerons ici deux chapitres, l'un pour l'*hypoderme proprement dit*, l'autre pour cette partie différenciée de l'hypoderme qui forme la *ceinture*.

1° *Hypoderme proprement dit.*

Cette partie de la paroi du corps se trouve interposée entre la cuticule et les muscles circulaires.

Elle est séparée de ces derniers par une mince membrane propre; mais il faut s'entendre ici sur ce nom de membrane. Il n'existe pas ici une membrane dans le vrai sens du mot, mais la limite entre la couche hypodermique et celle des muscles circulaires est marquée par une condensation du tissu conjonctif de cette dernière couche et la démarcation est souvent assez nette en certains endroits pour apparaître comme une véritable lamelle; mais encore une fois, je ne pense pas que l'on puisse en conclure qu'on ait affaire à une lame de substance particulière séparant la couche hypodermique des muscles sous-jacents.

Quant à la limite de cette couche vers l'extérieur, elle est marquée par la cuticule qui n'est qu'une modification superficielle du protoplasme des cellules hypodermiques.

Cette couche a reçu différents noms suivant les auteurs, le plus usité est celui d'*hypoderme* que lui a donné *Weissmann.*

Je pense qu'il serait beaucoup plus exact de l'appeler *épiderme* ou plutôt de donner le nom d'épiderme à l'ensemble de la cuticule et de la couche hypodermique de Weissmann.

Sa nature cellulaire, décrite déjà par *Fr. Leydig* (26), niée quatre ans plus tard par *Claparède* (4) et plus récemment par *R. Horst* (19), a été depuis mise en évidence par les recherches de *Perrier* (36), *Mojsisowicz* (29 et 30), *Vejdovsky* (51) et *H. Ude* (56). Aujourd'hui, il est parfaitement établi que l'hypoderme du Lombric est un véritable épithélium cylindrique, constitué de cellules avec noyaux et nucléoles, dans lequel on trouve une quantité de glandes monocellulaires.

Leydig (26) décrit à l'hypoderme une constitution cellulaire ; les cellules de la partie antérieure étant plus allongées que celles de l'hypoderme du reste du corps, de plus, étroites, cylindriques, dans leur partie superficielle, elles se terminent en fins filaments à leur extrémité profonde. Des glandes cutanées se trouvent sur toute la surface du corps et semblent accumulées en plus grand nombre en certains endroits. Leur forme varie ; dans la région caudale, par exemple, ce sont de petits sacs bien arrondis et leurs canaux excréteurs sont les canaux de la cuticule. Dans le segment céphalique, elles se sont mises en rapport avec les cellules qui les entourent et ont pris une forme allongée ; leur noyau est situé tout à fait au fond. Dans la peau fraîche du segment céphalique, les glandes se détachent comme des corpuscules très réfringents, clairs et nettement délimités.

Claparède (4) nie la constitution cellulaire de l'hypoderme ; il nous dit que par aucun moyen il n'a pu faire apparaître des limites cellulaires et qu'il n'a pas réussi davantage à faire des dissociations. Pour lui, l'hypoderme est constitué par un réseau protoplasmatique renfermant une quantité de noyaux disposés les uns à mi-hauteur de la couche, les autres dans la partie profonde.

Il considère les glandes de *Leydig* comme une sorte de substance inter-cellulaire ; il s'est fondé pour émettre ces idées sur une coupe transversale d'un individu tué par l'alcool absolu ; quand, après cela, il a fait des coupes tangentielles d'individus durcis par l'acide chromique, il trouve certains espaces remplis de petits granules et dit qu'on doit les considérer cumme des glandes très simples.

Il suppose, sans avoir pu s'en convaincre objectivement, que ces espaces pourraient être en rapport avec ce qu'il nomme canaux poriques de la cuticule. Il ne peut se prononcer pour la nature cellulaire de ces espaces parce qu'il n'est pas parvenu à leur distinguer avec certitude un noyau.

Pour *Perrier* (36), l'hypoderme des Lombrics se montre toujours composé de cellules bien nettes, avec noyaux et nucléoles et la couche contient de véritables glandes analogues à celles décrites par *Leydig* chez le *Phreoryctes menkeanus.*

R. Horst (19) nie de nouveau la constitution cellulaire de l'hypoderme, mais il décrit très bien les glandes; du moins il en distingue deux espèces suivant que leur contenu est homogène ou formé de corpuscules réfringents. Pour lui, l'hypoderme est constitué par un réseau de protoplasme granuleux dans lequel se montrent les glandes. Il donne quelques bonnes figures pour la forme de certaines glandes.

Mojsisowicz (29 et 30) nous dit qu'entre autres cellules il s'en trouve qui, à l'une ou aux deux extrémités, sont effilées en pointe et dans lesquelles on aperçoit, sans avoir recours à des colorations, un très gros noyau avec nucléole; quelquefois une extrémité rajeunie de la cellule se divise en deux filaments très fins, et comme plusieurs de ces cellules se trouvent juxtaposées, il peut se produire à la base de l'hypoderme un enchevêtrement de fins filaments.

Entre ces cellules effilées qui se laissent très bien isoler par le liquide de Müller, se montrent des cellules fortement granulées, renflées en boule ou lagéniformes, les unes nucléées, les autres pas, qui doivent être considérées comme glandes monocellulaires analogues à celles décrites à plusieurs reprises chez d'autres annélides. Ces éléments sont en communication avec les canaux de la cuticule.

On ne peut trouver une véritable membrane aux cellules hypodermiques isolées; mais des coupes transversales de l'hypoderme durci par l'alcool absolu nous montrent une substance intercellulaire épaisse.

A la base de l'hypoderme existe une membrane hyaline s'étendant entre les muscles circulaires et les cellules hypodermiques souvent renflées dans leur partie profonde ; mentionnons ici les *Geschmacksknosque* que *Leydig* a découverts chez les Hirudinées et Lumbricides et décrits comme organes de tact (*Tastorgane*). Ces organes se trouvent dans le segment céphalique.

Vejdovsky (51), dans son magnifique travail sur la morphologie des Oligochètes, ne parle pas du Lombric en particulier, mais cependant nous voyons que pour lui on doit distinguer dans l'hypoderme de ce Ver deux sortes de cellules, les unes cylindriques se terminant souvent à leur base par un ou plusieurs prolongements, devenant cuboïdes en certains endroits comme au voisinage des sillons intersegmentaires, les autres logées entre les prolongements des premières.

En fait de glandes, il n'en décrit qu'une espèce dont la forme varie, mais dont le contenu est toujours homogène et transparent, le noyau étant ordinairement de forme irrégulière et toujours situé dans le fond de la cellule.

Hermann Ude (56) a publié récemment un travail sur les pores dorsaux des Oligochètes, dans lequel il donne quelques considérations sur l'histologie de la paroi du corps. En ce qui concerne l'hypoderme, il ne décrit qu'une espèce de glandes, remplies de petits globules, renfermant un noyau près de leur extrémité profonde et communiquant avec l'extérieur par l'intermédiaire des pores de la cuticule. Il figure ces glandes sous deux aspects différents suivant qu'elles sont, oui ou non, remplies du produit de sécrétion. Dans le premier cas, elles renferment de petits globules arrondis, dans le second cas, elles contiennent des lamelles protoplasmatiques délimitant de petites alvéoles dans lesquelles se trouvaient les globules avant leur expulsion. Ces glandes sont, à leur extrémité profonde, terminées par une surface arrondie, ou bien y présentent, soit une sorte de pédicule (*Fuss*), soit deux prolongements (*Paarigen Ausläufer*).

Quant aux cellules, il en distingue deux assises, l'une superficielle, l'autre profonde.

Les cellules superficielles, il les figure cylindriques dans toute leur étendue, ou bien présentant à leur extrémité profonde deux ou plusieurs prolongements.

Les cellules de la couche profonde sont logées entre les prolongements des cellules superficielles. Il figure ensuite une troisième forme de cellules, présentant un long prolongement vers la cuticule et quelques petits prolongements vers la membrane basilaire.

Hermann Ude rectifie la manière de voir de *Claparède* qui admettait des invaginations de la cuticule et de l'hypoderme au niveau des pores dorsaux.

Structure de l'hypoderme proprement dit. — Dans cette étude de l'hypoderme nous étudierons d'abord les éléments isolés, dans le but de déterminer leur forme et leurs détails de structure; ensuite nous examinerons le tissu dans son ensemble sur des coupes pratiquées dans différentes directions, afin de nous rendre compte de la place qu'occupe chaque espèce d'éléments, et des rapports qu'affectent entre eux les différentes sortes d'éléments.

Afin de se faire une idée bien nette des cellules et des glandes qui entrent dans la constitution de l'hypoderme, il est absolument nécessaire d'avoir recours à la dissociation, et l'on y arrive aisément de la façon suivante :

Après avoir tué les Lombrics par l'un des procédés mentionnés plus haut, de préférence par l'alcool, on les place dans l'alcool au tiers durant quelques jours. L'alcool a le double avantage d'être un excellent liquide dissociateur et de fixer les éléments dans leur forme. On enlève ensuite la cuticule, mais cette fois sans inciser la paroi du corps, ce qui aurait pour inconvénient de remplir le liquide dans lequel on opère d'éléments étrangers à l'hypoderme, qui pourraient par suite être portés sur les préparations et induire en erreur.

On déchire la cuticule en quelques points de la surface du corps, en saisissant au moyen de pinces fines les plis qui apparaissent dans la membrane, et l'on arrive aisément à l'enlever en la retournant à la façon d'un doigt de gant.

Cela fait, les individus sont lavés à l'eau distillée et placés dans un mélange de deux tiers de picrocarminate d'ammoniaque et d'un tiers de glycérine.

Vingt-quatre heures plus tard, il suffit de racler légèrement la surface du corps au moyen de la lame d'un scalpel pour enlever ainsi une quantité d'éléments hypodermiques que l'on met sur porte-objet dans une goutte de glycérine au tiers en solution aqueuse ; on isole ensuite autant que possible le produit du raclage au moyen d'aiguilles fines, puis on le recouvre d'une lamelle. Des préparations ainsi obtenues nous permettent d'étudier facilement les éléments hypodermiques dans les différentes régions du corps.

Cellules. — L'examen des cellules isolées nous montre qu'on peut les ranger en deux groupes.

Premier groupe. — Les cellules du premier groupe sont caractérisées en ce qu'elles se terminent à l'une de leurs extrémités par une surface bombée, dans l'étendue de laquelle le protoplasme est à nu, en ce sens qu'il est granuleux jusque tout à la périphérie, tandis que tout le reste de la cellule est délimité par une zone claire et d'apparence homogène.

Toutes les cellules de ce groupe présentent en commun les caractères suivants :

1° Comme nous venons de le voir, une de leurs extrémités est une surface bombée dans l'étendue de laquelle les granulations du protoplasme arrivent jusqu'à la surface ;

2° Le protoplasme légèrement coloré en rose par le picrocarminate d'ammoniaque est granuleux ;

3° Le noyau, situé généralement à mi-hauteur de la cellule, est très volumineux et de forme ovalaire, son grand axe étant dirigé parallèlement à l'axe longitudinal de la cellule. Ce noyau est coloré beaucoup plus fortement que le protoplasme cellulaire et présente à considérer une membrane très nette, un reticulum chromatique formé de filaments colorés en rouge et des corpuscules nucléoliformes qui se trouvent aux entre-croisements de certains de ces filaments ; l'un de ces corpuscules est généralement plus volumineux que les autres.

Quant à la forme des cellules de ce groupe, elle est éminemment variable, et nous trouvons toutes les transitions depuis la cellule prismatique simple jusqu'à des formes relativement très compliquées :

a) Cellules prismatiques présentant le même diamètre transversal dans toute son étendue et qui, à la coupe, a la forme d'un polygone à quatre, cinq, six côtés. L'axe longitudinal l'emporte plus ou moins sur l'axe transversal ; il en est même où les deux axes sont à peu près égaux et la cellule affecte une forme cuboïde (pl. XI, fig. 11).

b) Une seconde forme est celle dont les deux extrémités sont dissemblables en ce sens que l'une étant toujours bombée, l'autre présente un certain nombre de prolongements, en général de quatre à huit, terminés par un léger épatement. Le noyau dans ces cellules se trouve situé au voisinage du point d'émergence des prolongements ; ces prolongements plus ou moins divergents vont en diminuant de diamètre à partir de leur origine et se terminent à leur extrémité par un petit épatement.

c) Nous devons aussi ranger dans une catégorie spéciale, des cellules que l'on trouve seulement dans l'hypoderme de la partie antérieure du corps, et qui présentent à l'une de leurs extrémités un nombre considérable de prolongements sensiblement parallèles les uns aux autres et se terminant en pointe ; ces cellules sont généralement beaucoup plus allongées et moins larges que celles de la région moyenne ou postérieure du corps (pl. XI, fig. 15).

d) Viennent ensuite des formes plus compliquées dont nous pouvons prendre comme type la cellule représentée à la planche XI, figure 9.

Elle présente encore, comme toutes les cellules du groupe, une extrémité arrondie, dans l'étendue de laquelle les granulations protoplasmiques arrivent jusqu'à la surface ; puis vient une partie de la cellule où la coupe transversale nous donne un polygone à six côtés, dont trois alternant avec les trois autres portent en leur milieu une petite échancrure ; ces échancrures correspondent aux collets des glandes situées au voisinage immédiat de cette cellule.

Dans cette partie de la cellule, les granulations protoplasmiques apparaissent nombreuses et serrées ; dans le reste de la cellule, au contraire, le protoplasme n'est abondant que sur une traînée répondant à l'axe longitudinal de la cellule ; vers les faces latérales, les granulations sont de plus en plus rares, et près de la périphérie, on n'en distingue plus. Cela provient de ce que la cellule présente latéralement des parties amincies, des prolongements aliformes qui donnent à la coupe transversale de cette partie de la cellule la forme d'une étoile à trois branches, le centre de l'étoile étant occupé par la traînée axiale du protoplasme cellulaire et renfermant le noyau si la coupe passe à mi-hauteur environ de la cellule. Viennent ensuite des prolongements présentant les mêmes caractères que ceux décrits pour les cellules de la seconde catégorie (*b*).

Le type que nous venons de décrire pour la catégorie (*d*) est une cellule qui se trouve interposée entre trois glandes, d'où trois prolongements aliformes s'engageant entre ces glandes et trois excavations latérales logeant les glandes. Il est évident que la forme des cellules varie dans cette catégorie, suivant le nombre de glandes qui sont en rapport avec la cellule.

Deuxième groupe. — Le second groupe comprend les cellules caractérisées en ce qu'elles sont limitées de toutes parts par une zone de protoplasme clair, et toutes peuvent se ramener à un type unique qui est celui d'une massue. On peut leur considérer deux parties : l'une renflée, renfermant le noyau et la plus grande partie du protoplasme cellulaire, l'autre constituée par un prolongement plus ou moins grand. Ce prolongement est pour ainsi dire nul dans certaines cellules qui affectent alors une forme globuleuse. Le noyau, dans les cellules de ce groupe, présente généralement une forme plus arrondie et des dimensions moins considérables que celui des cellules du premier groupe ; en même temps, il semble jouir d'une affinité plus grande pour les matières tinctoriales (pl. XI, fig. 12).

Glandes. — Les glandes obtenues isolées après macération dans l'alcool au tiers conservent très bien leur forme ; leur contenu est analogue pour toutes, mais en mauvais état de conservation, ce qui tient à ce que leur produit de sécrétion se dissout plus ou moins complètement dans l'alcool. Cette propriété de se dissoudre dans l'alcool et celle de se colorer en noir par l'acide osmique, tendent à justifier la manière de voir de *R. Horst* (19), qui appelle même *globules de graisse* (*vetbolletjes*) les corpuscules réfringents que l'on trouve dans certaines glandes.

Toutes les glandes présentent une membrane à double contour très net; la plus grande partie du protoplasme est refoulée à l'une des extrémités et renferme un noyau nucléolé qui a une forme arrondie dans beaucoup de glandes, une forme irrégulière dans d'autres.

Si l'on isole les éléments par une solution faible d'acide chromique (1 pour 2000), le contenu des glandes est mieux conservé et, d'après la nature de ce produit de sécrétion, nous devons distinguer deux sortes de glandes : les unes remplies de corpuscules relativement volumineux, arrondis, plus ou moins déformés par compression réciproque, les autres renfermant un produit de sécrétion très finement granulé qui est probablement du mucus.

On pourrait se demander si, malgré la différence d'aspect du contenu de ces deux sortes de glandes, il ne s'agit pas là d'une seule et même espèce d'éléments, se présentant sous des aspects différents suivant qu'ils sont, oui ou non, remplis du produit de sécrétion; en d'autres termes, que les glandes chargées de corpuscules réfringents seraient des éléments glandulaires remplis de leur produit de sécrétion, tandis que les éléments finement granulés seraient des glandes débarrassées de ce produit.

Il s'agit en réalité ici de deux espèces d'éléments bien caractérisés : nous les retrouvons constamment dans n'importe quelle région, et dans l'étude de la ceinture qui n'est qu'une portion différenciée de l'hypoderme, nous verrons encore avec une plus grande évidence qu'il s'agit bien de deux sortes d'éléments, bien distincts les uns des autres.

Quant à la forme de ces glandes, elle présente les mêmes variations dans les deux catégories.

Toutes les glandes isolées présentent une extrémité plus ou moins effilée, au sommet de laquelle est un orifice plus ou moins large, dont le diamètre varie, suivant que la glande a été brisée au voisinage immédiat de la cuticule ou à quelque distance.

Le corps de la glande est ovalaire ou lagéniforme, et toujours parfaitement distendu par l'abondance du produit de sécrétion.

L'autre extrémité varie considérablement d'une glande à l'autre. La forme extrême de ces variations paraît être celle qui est complètement distendue sans présenter aucune espèce d'échancrure ou étranglement, ni prolongements, et dont le noyau est appliqué contre la paroi au fond de la glande. Ce noyau est alors entouré par le reste du protoplasme cellulaire et tous deux, le noyau et le protoplasme, ont la forme d'une calotte à convexité dirigée vers le fond de la glande. A la coupe optique, ils ont la forme d'un croissant (pl. XII, fig. 20).

Si l'on examine, au contraire, la glande par le fond, perpendiculairement au grand axe, le noyau se présente irrégulièrement bosselé (pl. XII, fig. 23).

D'autres glandes sont plus ou moins effilées à leur extrémité fermée, le protoplasme et le noyau se trouvent alors dans cette partie rétrécie de la glande. Ce sont les glandes pédicellées, *gestielte Drüsenzellen*, de différents auteurs. Cette sorte de pied de la glande se termine, soit par un petit renflement, soit par quelques petits prolongements (pl. XI, fig. 16 et 17).

Enfin nous trouvons une quantité de glandes dont le corps est divisé en deux parties, par un étranglement qui se trouve à des hauteurs variables, sans cependant jamais dépasser le tiers inférieur de la glande. Cet étranglement divise la cellule glandulaire en deux parties fort inégales, l'une plus grande, renfermant le produit de sécrétion, l'autre plus petite, renfermant le protoplasme et le noyau; le protoplasme s'étend cependant jusque dans l'autre partie de la glande, pour envelopper, à la façon d'une petite calotte, la partie profonde du produit de sécrétion; enfin, la partie protoplasmatique de ces glandes peut encore une fois présenter quelques prolongements, en petit nombre, analogues à ceux que nous avons vus dans beaucoup d'éléments hypodermiques (pl. XII, fig. 21).

Rapports entre cellules et glandes. — Dans les préparations d'éléments isolés de l'hypoderme, on trouve encore assez souvent une chose très intéressante représentée planche XI, figure 10.

Nous y voyons une glande avec deux cellules voisines y restées adhérentes. Cette image nous explique les ailes latérales décrites dans l'une des catégories de cellules hypodermiques du premier groupe (*d*). Ces prolongements aliformes recouvrent en partie la glande interposée entre ces cellules; en d'autres termes, ces cellules présentent des excavations latérales dans lesquelles sont logées les glandes. Ces excavations diminuent de la base vers le sommet des cellules et se terminent à leur extrémité supérieure par une petite échancrure correspondant à la partie effilée qui sert de canal excréteur à la glande.

Hypoderme dans son ensemble.— Maintenant que nous avons une bonne idée de la forme des différents éléments qui entrent dans la constitution de l'hypoderme, voyons où nous les trouvons et quels sont les rapports qu'ils affectent entre eux.

Nous étudierons des coupes transversales, longitudinales, et tangentielles ou parallèles à la surface.

Avant tout, il est nécessaire d'obtenir le tissu en bon état de conservation, en traitant par des réactifs appropriés.

Une quantité de solutions ont été employées par les différents auteurs, et certes, ce sont ceux qui ont fait usage des meilleurs réactifs qui ont pu arriver aux plus beaux résultats.

C'est ainsi, par exemple, que la description erronée que *Claparède* (4) nous donne d'une coupe transversale à travers l'hypoderme du Lombric, provient uniquement de ce qu'il s'était servi d'alcool absolu pour tuer et durcir les tissus.

En effet, l'alcool absolu non seulement dissout le contenu des glandes et les fait apparaître comme des vacuoles, mais en outre, il rétracte violemment les cellules, au point de les condenser en véritables trabécules dans lesquels on aperçoit les noyaux, mais où il est impossible de reconnaître les limites cellulaires.

Le liquide conservateur par excellence pour la couche dont il s'agit ici, et soit dit dès à présent pour beaucoup de tissus du Lombric, c'est le liquide de Flemming consistant en un mélange de :

Quinze parties d'une solution d'acide chromique à 1 °/₀ ;
Quatre parties d'une solution d'acide osmique à 2 °/₀ ;
Une partie d'acide acétique glacial.

Entre autres avantages, il a celui de faire apparaître nettement les limites cellulaires.

Les tissus prennent dans ce liquide une légère teinte jaunâtre et on peut les étudier assez complètement, sans avoir recours à des colorations subséquentes.

Les coupes colorées sont cependant d'un grand secours, et pour obtenir de bonnes colorations, il faut suivre la méthode indiquée plus haut (page 343) et colorer, soit par l'hématoxyline de *Paul Mayer*, soit par une couleur d'aniline ; celles qui m'ont donné les meilleurs résultats sont la safranine, la fuchsine et le bleu de Lyon.

On peut aussi colorer en masse par le carmin boracique ou le picrocarminate d'ammoniaque, mais la coloration sur porte-objet par les matières d'aniline est beaucoup plus avantageuse après le liquide de Flemming.

Une coupe transversale à travers l'hypoderme se présente en général comme nous le voyons planche XII, figure 24. On aperçoit au premier abord des éléments de forme variable, dont les uns sont remplis de gros granules réfringents, dont les autres ont un contenu paraissant homogène, mais qui se montre cependant finement granuleux sous de forts grossissements. Ces éléments renferment un noyau situé toujours près de l'extrémité profonde, et entouré d'un peu de protoplasme granuleux. L'autre extrémité est toujours plus ou moins effilée et communique par un petit orifice avec les canaux signalés dans la cuticule. Ces éléments ont tous une membrane très nette à double contour. Le noyau présente un nucléole qui n'est cependant pas visible dans les glandes où le noyau appliqué contre la face profonde a pris une forme de calotte ; dans ce cas, la coloration du noyau est foncée et uniforme et il devient impossible de lui distinguer un nucléole.

Ce sont évidemment là les deux espèces de glandes que nous avons signalées dans l'étude des éléments isolés de l'hypoderme. Dans cette coupe représentée planche XII, figure 24, les glandes sont assez rares relativement à ce que l'on trouve sur d'autres préparations. En général, les glandes sont plus nombreuses du côté du dos que du côté de la face ventrale.

L'espace s'étendant entre les glandes est occupé par les cellules protoplasmatiques de l'hypoderme ; on s'aperçoit au premier coup d'œil de ce qu'il existe en quelque sorte deux assises de cellules, ce qui ressort avec évidence de la disposition des noyaux. Nous trouvons une couche de cellules superficielles ou corticales, ayant leurs noyaux situés à mi-hauteur environ de l'hypoderme, et une couche de cellules profondes ou basilaires dont les noyaux sont situés beaucoup plus profondément.

Les cellules sont séparées les unes des autres par une mince couche de substance intercellulaire ou unissante, qui, immédiatement au voisinage de la cuticule, devient brusquement beaucoup plus épaisse (c'est cette substance intercellulaire que nous avons vue donner lieu à un réseau à la face interne de la cuticule). Toutes ces cellules se présentent sur pareille coupe sous les formes les plus variées, mais on peut cependant s'assurer facilement de ce que les deux couches répondent exactement aux deux groupes que nous avons établis dans les éléments isolés de l'hypoderme.

La couche corticale nous offre les cellules présentant toutes une extrémité superficielle arrondie par suite de l'abondance de substance intercellulaire au voisinage de la cuticule.

Comme cette substance unissante s'enlève souvent en même temps que la cuticule, nous avons naturellement trouvé le protoplasme à nu dans cette partie superficielle des cellules isolées. Les cellules de cette couche ont en général sur la coupe une forme cylindrique, mais au voisinage des glandes nous en voyons qui apparaissent très rétrécies en leur milieu, alors qu'à leur partie supérieure elles s'élargissent notablement pour étendre leur plateau jusqu'à l'orifice excréteur des glandes; nous reconnaissons là les cellules à prolongements aliformes que j'ai décrites dans la catégorie (*d*) du premier groupe de cellules isolées.

Quant aux cellules de la couche profonde, elles répondent évidemment à celles du second groupe. Ces cellules basilaires, que nous pourrions encore appeler cellules de remplacement, car elles sont évidemment destinées, comme c'est le cas dans tout épithélium cylindrique de ce genre, à remplacer les cellules de la couche superficielle, ces cellules basilaires, dis-je, sont logées entre les prolongements que présentent les cellules corticales à leur extrémité profonde. Leurs noyaux arrondis ou ovalaires, avec nucléoles souvent très apparents, sont situés à des hauteurs peu variables; on en trouve cependant quelquefois qui sont plus ou moins rapprochés de ceux des cellules superficielles, et appartenant à des cellules basilaires plus développées, s'étendant davantage du côté de la cuticule, autrement dit, à des cellules *intermédiaires*.

Si nous pratiquons maintenant une coupe tangentielle, c'est-à-dire parallèle à la surface du corps, nous obtiendrons en général l'image représentée planche XII, fig. 25.

Dans une semblable coupe, nous retrouvons les deux sortes de glandes plus ou moins arrondies, disposées entre elles, les cellules hypodermiques superficielles coupées dans la région des noyaux. Ces noyaux apparaissent maintenant arrondis. Cette coupe est tout à fait celle que *Claparède* (4) a figurée d'après un individu traité par l'acide chromique, à part qu'il n'y voyait pas de limites cellulaires.

Examinons enfin une coupe longitudinale afin de nous rendre compte des variations d'épaisseur et de constitution que subit l'hypoderme dans un segment donné. L'épaisseur maxima est au milieu des anneaux et va diminuant en avant et en arrière jusqu'au fond des sillons intersegmentaires où elle est réduite à un sixième environ de ce qu'elle est au milieu des segments.

En thèse générale, l'épaisseur de l'hypoderme va diminuant depuis l'extrémité céphalique jusqu'à l'extrémité caudale de l'animal. Aussi la différence d'épaisseur de la couche au milieu des segments et au niveau des sillons intersegmentaires est-elle moins frappante dans la région postérieure que dans la région antérieure.

Sur une coupe longitudinale, la constitution de l'hypoderme est encore la même que sur une coupe transversale ; au voisinage des sillons intersegmentaires nous ne trouvons pas de glandes, mais les deux couches de cellules persistent encore ; au fond même des sillons une seule couche cellulaire persiste et les éléments affectent une forme cuboïde, leurs deux axes, longitudinal et transversal, étant à peu près égaux ; d'autres fois même une forme tabulaire.

Ces mêmes modifications dans la constitution de l'hypoderme se représentent à tous les endroits où l'hypoderme s'invagine vers l'intérieur du corps, c'est-à-dire, comme nous l'avons vu pour la cuticule, au niveau des soies et au niveau de tous les orifices naturels du corps si l'on fait exception pour les pores dorsaux. Autour de ces derniers, l'hypoderme s'arrête brusquement en diminuant notablement d'épaisseur, et la membrane péritonéale arrive jusqu'à la cuticule au niveau même de l'orifice. Au lieu d'avoir, comme c'est le cas, par exemple, au niveau des organes sexuels, un canal tapissé par la cuticule et allant de dehors en dedans, nous avons en quelque sorte ici un canal en forme d'entonnoir très évasé, allant de dedans en dehors et tapissé par la membrane péritonéale.

Tels sont les caractères que présente en général l'hypoderme sur des coupes pratiquées dans différents sens, si nous le considérons en arrière de la ceinture et en avant de la ceinture jusqu'au niveau des organes sexuels.

Dans la partie antérieure du corps, l'hypoderme, tout en étant constitué des mêmes éléments affectant les mêmes rapports, présente cependant un aspect très différent. La couche est d'abord plus épaisse et sur un espace donné, 1 millimètre carré, par exemple, les éléments sont beaucoup plus nombreux.

Les cellules de l'assise superficielle sont en général plus allongées et plus étroites. Elles sont encore terminées par une surface bombée du côté de la cuticule, mais présentent à leur extrémité profonde un grand nombre de prolongements; les glandes se sont mises en rapport avec les cellules qui les entourent, elles affectent également une forme plus allongée dans cette partie du corps, alors qu'à l'extrémité postérieure, par une modification en sens inverse, elles sont plutôt globuleuses et présentent la forme de petits sacs.

Organes de sens de l'hypoderme.— Nous devons maintenant dire un mot des organes de sens que l'on trouve dans l'hypoderme du Lombric et dont j'ai donné la répartition en parlant des îlots de fins pores que l'on trouve dans la cuticule.

Sur une coupe longitudinale ou transversale passant par un de ces organes, on s'aperçoit immédiatement de sa présence, pour deux raisons : la première, c'est que les cellules entrant dans la constitution de ces organes semblent prendre les matières colorantes plus fortement que les cellules ordinaires de l'hypoderme; et ensuite, la position des noyaux de ces cellules est intermédiaire entre les deux séries de noyaux de l'hypoderme. Ces organes à la coupe ont une forme ovalaire à grand axe l'emportant sensiblement sur le diamètre transversal; les cellules semblent se mouler les unes sur les autres à la façon des écailles d'un oignon.

Du côté de la cuticule, le bulbe présente une surface arrondie et produit une légère saillie vers l'extérieur; la cuticule soulevée et parfois amincie présente en cet endroit de très fins canaux, dirigés normalement à la surface, correspondant vraisemblablement chacun à une cellule du bulbe, et à travers ces canalicules on voit sur certaines préparations des soies excessivement ténues proéminer à l'extérieur (pl. XII, fig. 19).

Ces organes sont-ils en relation avec des éléments nerveux? Nous reviendrons là-dessus en parlant du système nerveux périphérique.

Comme nous l'avons vu dans l'étude de la cuticule, ces organes se trouvent surtout aux deux extrémités du corps, mais on les trouve également çà et là dans le reste de l'hypoderme, répartis généralement sur un cercle passant par le milieu de chaque segment. Ces bulbes ont été considérés comme servant d'organes de toucher *(Tastorgane)*. Il est éminemment probable qu'il en soit vraiment ainsi, étant donnée la constitution de ces organes et leur répartition.

Je ferai remarquer, à ce sujet, que les segments du Lombric présentent une forme toute particulière sur laquelle on n'a jamais attiré l'attention. Si, dans une coupe longitudinale d'un segment, nous considérons la ligne qui le délimite vers l'extérieur, nous remarquons que ce n'est pas une courbe régulière, mais que cette ligne présente vers le milieu du segment un rayon de courbure beaucoup moindre; il existe là une véritable crête, souvent très accentuée, dont personne n'a fait mention jusqu'ici. Cette crête est surtout apparente à la face ventrale de l'animal, mais se continue aussi sur les faces latérales et même du côté du dos.

Cette crête n'est pas produite par un épaississement plus accentué de la couche hypodermique, mais plutôt par un plus grand développement des muscles circulaires, produisant en ces endroits une éminence refoulant la couche hypodermique vers l'extérieur. Les huit soies de chaque segment se trouvent insérées sur le trajet de cette crête.

Les organes de sens en question se trouvent donc répartis dans les parties de la surface du corps qui viennent le plus souvent en contact avec les corps étrangers, d'une part, les deux extrémités du Ver, d'autre part, les crêtes qui se trouvent au milieu de chaque segment et qui sont surtout accentuées à la face ventrale sur laquelle rampe l'animal.

Telle est la constitution de l'hypoderme du Lombric terrestre; il ressort avec évidence de cette étude, que nous avons affaire à un véritable épithélium cylindrique constitué de trois catégories de cellules, superficielles, intermédiaires et basilaires, renfermant une quantité de glandes monocellulaires, de deux espèces suivant la nature du produit de sécrétion qu'elles déversent à la surface du corps à travers de petits canaux perforant la cuticule.

Développement des glandes. — *Vejdovsky* (51) a fait des observations relatives à la formation de ces glandes hypodermiques aux dépens des cellules protoplasmiques ordinaires. Ses observations ont surtout porté sur ce qui se passe dans la ceinture de *Dendrobaena rubida.* Il semble, d'après lui, que ces glandes proviennent d'une modification des cellules hypodermiques superficielles.

Dans les préparations d'éléments isolés de l'hypoderme, on trouve des glandes en voie de développement (pl. XI, fig. 13 et 14) ; leur aspect ne permet pas de douter qu'elles ne proviennent de cellules basilaires.

Les figures 13 et 14, planche XI, représentent deux de ces éléments, dont l'un surtout, figure 14, terminé en pointe effilée à l'une de ses extrémités, est certes une cellule basilaire en voie de se transformer en glande, s'immisçant par sa pointe effilée entre les cellules hypodermiques superficielles, par suite de l'abondance de plus en plus grande du produit de sécrétion, pour aller enfin s'ouvrir à l'extérieur.

Rôle physiologique de ces glandes. — A ces glandes hypodermiques est certainement dévolue la fonction de déverser à la surface du corps une substance capable d'empêcher l'évaporation et de maintenir l'humidité. Cette substance empêche une dessiccation trop rapide de ces animaux quasi-aquatiques, qui ne peuvent vivre que dans une atmosphère très humide ; en outre, comme *d'Udekem* (50) le fait remarquer, les Lombrics vivant dans le sol humide s'y creusent des galeries en avalant la terre pour se nourrir des substances absorbables qu'elle renferme, et le mucus sécrété par les glandes hypodermiques sert en quelque sorte de ciment pour consolider les parois de ces galeries ; si ce n'est pas là une fonction de ces éléments, c'est du moins un fait que chacun peut observer.

2° *Ceinture.*

Nous consacrerons un chapitre spécial à cette partie différenciée de l'hypoderme que l'on désigne sous le nom de *ceinture* ou *clitellum* (*Willis*) (¹).

(¹) TH. WILLIS. *De anima brutorum liber.* London, 1672.

Plusieurs auteurs se sont occupés de l'étude de la structure de cet intéressant organe, et voici, en résumé, les données que l'on trouve dans les principaux ouvrages :

Hoffmeister (16) dit : " Der Gürtel ist ein mit viel Fett durchwachsenes drüsiges Organ. „

Pour *d'Udekem* (50), " la ceinture est formée par un amas de glandes qui ont beaucoup d'analogie avec les glandes hépatiques qui entourent l'intestin „. Il en donne une figure très peu correcte.

Lankester (21) écrit : " The structure of this body is glandular, being composed of a great number of minute pyriform papillae. „ La figure qu'il en donne ressemble énormément à celle d' *Udekem.*

Claparède (4) est le premier qui poussa plus loin l'examen de cet organe. " Le clitellum, nous dit-il, n'est, en réalité, qu'une portion modifiée de la paroi du corps ; nous y retrouvons les différentes couches décrites. La caractéristique du clitellum consiste en ce que nous voyons apparaître deux nouvelles couches entre l'hypoderme et les muscles circulaires. L'extérieure, située immédiatement sous l'hypoderme, je la nommerai couche de colonnes (*Säulenschicht*), l'autre est une couche vasculaire.

" La couche de colonnes atteint une forte épaisseur, environ les trois quarts de l'épaisseur totale de la paroi du corps. Elle consiste en colonnettes irrégulièrement prismatiques, disposées parallèlement les unes aux autres et radiairement par rapport à l'axe du corps. Chaque colonnette s'étend depuis la couche vasculaire jusqu'à l'hypoderme ; elle consiste en une paroi et un contenu. La paroi est constituée par un tissu conjonctif homogène avec des noyaux allongés.

" Sur la face interne de la paroi, on trouve de petits amas protoplasmiques proéminant vers l'intérieur des colonnettes et pourvus chacun d'un noyau arrondi. Dans ces parois courent des vaisseaux capillaires qui partent de la couche vasculaire, s'en vont jusqu'à l'hypoderme et s'y replient sans s'anastomoser.

" Dans le contenu, il faut distinguer deux parties : une supérieure, l'autre inférieure. La supérieure consiste en nombreux tubes larges de 4 à 5 micro-millimètres, courant à peu près tous parallèlement à l'axe de la colonne. Ces tubes sont remplis de gros grains. Par leur contenu, ils présentent une grande analogie avec les espaces remplis de grains que nous avons vus dans l'hypoderme. Aussi arrivent-ils par leur extrémité supérieure jusqu'à l'hypoderme, et il me semble qu'ils sont directement en relation avec eux. Nous avons vu que les vacuoles de l'hypoderme (*Wabenräume*) doivent probablement être considérées comme glandes particulières; dans ce cas, on peut regarder ces tubes de la ceinture comme produits par l'allongement de ces éléments de l'hypoderme jusque dans les colonnettes.

“ Que le clitellum soit un organe glandulaire, c'est admis aujourd'hui à peu près par tout le monde, puisque la sécrétion de la coque de l'œuf lui est probablement attribuée ; cependant, aucun observateur ne s'est occupé jusqu'à ce jour de la structure intime de cet organe. De sorte que la démonstration de tubes glandulaires dans cet organe n'a rien d'étrange, quoiqu'elle soit nouvelle. Dans ces tubes je ne saurais, pas plus que dans les Wabenräume de l'épiderme, trouver les caractères cellulaires. Je n'ose les appeler glandes monocellulaires, parce qu'ils ne contiennent pas trace de noyau.

“ La moitié inférieure des colonnes possède un contenu paraissant homogène à première vue ; un examen plus attentif permet cependant de reconnaître qu'il est divisé par de minces cloisons en beaucoup de parties. Ces cloisons, contenant de rares noyaux, sont le plus souvent bombées, à convexité dirigée vers le bas. Les espaces compris entre les cloisons sont remplis d'une substance paraissant très finement granulée aux plus forts grossissements. Je ne pourrais donner une signification physiologique de cette structure. „

Voici les données de *R. Horst* (18) :

“ Du 32e jusques et y compris le 37e segment, où se trouve la ceinture, non seulement l'hypoderme est devenu beaucoup plus épais et les segments ont pris un aspect enflé, mais aussi les éléments constitutifs de l'hypoderme sont tout autres.

“ Surtout à la face dorsale et sur le bord de la face ventrale, cet épaississement est le plus apparent. *Horst* ne peut confirmer l'existence de la couche vasculaire de *Claparède*; les vaisseaux capillaires de la ceinture lui paraissent de simples ramifications des vaisseaux de la couche des muscles circulaires. Pour la partie supérieure des colonnettes, il la décrit comme *Claparède*, mais ne peut se rallier à l'idée de *Claparède*, qui fait provenir ces tubes d'éléments hypodermiques par allongement de ces derniers.

“ Il s'appuie sur la différence du contenu qui, au lieu d'être constitué par des corpuscules irréguliers comme dans l'hypoderme ordinaire, est ici formé d'après lui, de petits globules très réfringents, très semblables à des globules de graisse. „

La description que *Horst* nous donne de la partie inférieure des colonnettes est très différente de celle de *Claparède*. Quoique sur certaines préparations on ait des images analogues à la figure que donne *Claparède*, on voit cependant bientôt, nous dit-il, que les cloisons que cet auteur signale ne sont pas si régulièrement situées qu'il ne les décrit ; que les champs compris entre ces cloisons, placés les uns à côté et au-dessus des autres, se compriment mutuellement et renferment chacun un contenu granulé et un noyau évident. Il nous donne l'image d'une partie isolée de la ceinture. A la périphérie, on a des tubes allongés remplis de globules de graisse, et entre eux on aperçoit d'autres tubes très larges qui, vers la profondeur, s'élargissent de plus en plus. Quoique vers la profondeur on rencontre des formes étrangères, je ne puis les considérer, dit-il, vu qu'elles possèdent chacune un noyau, que comme tubes glandulaires qui, devenant de plus en plus étroits à mesure qu'ils s'élèvent, vont enfin s'ouvrir à travers les pores de la cuticule et prendre, avec les tubes remplis de globules de graisse, la place de l'hypoderme.

Mojsisowicz (29) donne, pour la constitution de la ceinture, à peu près les mêmes données que *Horst*. Seulement, il admet, comme *Claparède*, que les glandes de la partie superficielle des colonnes proviennent des éléments de l'hypoderme. D'accord avec *Claparède*, il admet aussi la couche vasculaire située au voisinage des muscles circulaires.

Il se résume comme suit :

“ Das Clitellum besteht aus zweierlei völlig verschiedenen Drüsenformen :

“ 1° Aus oberen unmittelbar unter der Cuticula gelagerten meist langgestreckten mit grobkörnigen Inhalte erfüllten Drüsenzellen, die wohl als modificirte Hypodermiszellen aufgefasst werden dürfen.

“ 2° Aus unterem äusserst fein granülirten, häufig durch einem schönen Kern ausgezeichneten Drüsenzellen, die in ein Pigment und gefässreiches Bindegewebes Netzwerk eingebettet sind. Eine scharfe Grenze zwischen beide Drüsenformen ist nicht nachweisbar und die erwähnten Gefässschlingen ziehen bis in dem modificirte Epithel empor, in dem man auch gelegentlich Pigmenthäufchen eingelagert beobachten kann.

“ 3° Beide Drüsenarten verhalten sich chemisch different. „

Vejdowsky (51) donne la description de *Mojsisowicz.* Il ajoute que chez le Lombric terrestre il n'existe plus de cellules protoplasmatiques dans la ceinture et qu'il n'a pu démontrer, chez cette espèce, que les glandes de la ceinture soient en relation avec des terminaisons nerveuses, chose qu'il a bien établie chez d'autres genres d'Oligochètes, notamment chez le genre *Dendrobœna*, espèce *rubida*.

Hermann Ude (56) ne nous dit que quelques mots de la ceinture ; il fait remarquer seulement que les pores dorsaux et les sillons intersegmentaires disparaissent complètement du côté du dos, dans l'étendue de la ceinture, par suite du grand développement qu'ont pris les glandes de cette région du corps.

Structure de la ceinture. — La ceinture est une partie de l'hypoderme, dans l'étendue de laquelle la couche s'est fortement épaissie par suite du grand développement qu'ont pris les deux espèces de glandes hypodermiques. Ces glandes sont devenues très nombreuses d'abord, puis elles se sont beaucoup allongées, en s'enfonçant par groupes dans le tissu sous-jacent.

Cet organe du Lombric, n'existant du côté du dos et sur les faces latérales du corps que dans l'étendue de six segments, frappe à première vue quand on examine un individu arrivé à maturité sexuelle. Elle s'étend du 32ᵉ au 37ᵉ segment inclus, elle est marquée surtout du côté du dos, sur les faces latérales et sur les bords de la face ventrale. Du côté de la face ventrale, la différenciation est moins accentuée.

Sur les bords de la face ventrale existent deux bourrelets longitudinaux très apparents du 33ᵉ jusques et y compris le 36ᵉ anneau ; ils constituent ce que *Hermann Ude* (56) désigne sous le nom de *Tubercula pubertatis.* De ces tubercules partent en avant et s'étendant jusqu'aux orifices sexuels mâles deux bourrelets, peu visibles généralement sur le vivant, mais qui deviennent très évidents après durcissement, particulièrement quand on traite les individus par le liquide de Kleinenberg ou acide picro-sulfurique.

Nous reviendrons plus loin sur la constitution et la signification de ces bourrelets.

Si nous pratiquons une coupe transversale vers le milieu de la ceinture, au niveau du 34ᵉ segment, par exemple, nous devons y distinguer trois régions : 1° l'une comprenant *la face dorsale et les faces latérales* du corps ; 2° une deuxième *pour les bourrelets* qui se trouvent sur le bord de la face ventrale, enfin 3° une troisième *pour la face ventrale* proprement dite.

1° *Première région.* — Nous avons ici deux sortes de glandes, correspondant aux deux espèces de glandes hypodermiques ordinaires. Le produit de sécrétion est le même que dans le reste de l'hypoderme, mais la forme des glandes a notablement changé.

Les glandes renfermant des corpuscules relativement volumineux sont fortement allongées et ont pris une forme cylindrique ; elles courent toutes parallèlement les unes aux autres ; leur noyau avec nucléole est situé tout au fond de ces glandes et est entouré d'une petite masse de protoplasme. Ces glandes, à leur extrémité périphérique, s'ouvrent à l'extérieur à travers les pores de la cuticule et se terminent à l'autre extrémité en pointe ou par une surface arrondie (pl. XIII, fig. 36 et 37).

Cette catégorie de glandes occupe la périphérie de la couche. Les glandes de la seconde catégorie sont encore beaucoup plus allongées et affectent une disposition toute particulière; elles sont rangées en colonnettes assez régulièrement prismatiques. L'axe de la colonnette est occupé par la partie effilée des glandes qui leur sert de canal excréteur, le pourtour de la colonne étant réservé aux extrémités profondes et renflées de ces glandes. Ces parties renflées des glandes se trouvent appliquées contre des cloisons conjonctivo-musculaires qui constituent la séparation des différentes colonnettes.

Si nous considérons une coupe passant par l'axe d'une de ces colonnes, nous aurons dans le fond deux ou trois extrémités renflées de glandes, puis ces glandes s'amincissent progressivement et plus ou moins brusquement vers le haut, en se dirigeant en même temps vers le centre et vers le haut de la colonne. Il en résulte que nous aurons bientôt un espace laissé libre entre les parties amincies de ces glandes et les cloisons conjonctives; cet espace sera occupé par les parties renflées d'autres glandes immédiatement supérieures; le même fait se présente pour celles-ci, elles s'amincissent également en se dirigeant en même temps vers le centre de la colonnette et il en résulte encore un espace pour de nouvelles glandes; cela se continue ainsi jusqu'à la limite profonde des glandes à gros corpuscules, et à partir de ce point tous les canaux excréteurs des glandes à produit de sécrétion finement granulé, en cheminant entre les glandes de la couche superficielle, se dirigent vers la cuticule pour aller s'ouvrir à l'extérieur, à travers les canalicules qui traversent cette dernière.

Sur une coupe transversale ou longitudinale de la ceinture, il est excessivement rare de pouvoir suivre une glande de la profondeur à la périphérie, c'est-à-dire depuis son extrémité aveugle jusqu'à son ouverture dans la cuticule, parce que ces éléments étant très allongés, très étroits et serrés les uns contre les autres, ce serait vraiment un effet du hasard que de pouvoir observer ces glandes sur une même coupe dans toute leur étendue, depuis les muscles circulaires jusqu'à la cuticule.

Toutes ces glandes ont une membrane assez nette, beaucoup moins épaisse cependant que ne l'est celle des glandes du reste de l'hypoderme. Elles sont remplies d'un produit de sécrétion très finement granuleux sous les plus forts grossissements (objectif 18, imm. hom., Zeiss.). Le fond de ces glandes est occupé par une masse de protoplasme assez fortement granuleux et renfermant un noyau de cellule plus ou moins déformé. Ces glandes se terminent à leur extrémité profonde par une pointe plus ou moins accentuée qui s'applique contre les cloisons conjonctives.

Sur une coupe transversale ou longitudinale du corps passant par l'axe d'une colonnette, on trouve quelquefois d'un seul côté jusque quinze extrémités renflées de glandes superposées les unes au-dessus des autres. Dans d'autres coupes on n'en trouve au contraire que cinq ou six, ce qui tient uniquement au développement plus ou moins grand que la couche a pris chez l'individu qu'on étudie. (Voir pour cette description la figure 29, planche XIII.)

Cette disposition des glandes est très intéressante ; elle nous explique comment tous ces éléments peuvent aller, dans un espace si restreint, s'ouvrir à l'extérieur, chose qui restait incompréhensible d'après les données que nous possédions jusqu'à ce jour.

Si l'on considère la coupe longitudinale des deux moitiés contiguës de deux colonnettes voisines, on peut en tous points comparer l'image à la coupe longitudinale et axiale d'un épi d'orge. L'axe de l'épi est ici représenté pas la cloison conjonctive, les grains par les extrémités renflées des glandes, et les aristes qui surmontent les grains d'orge, sont ici figurés par les parties effilées ou canaux excréteurs des glandes (pl. XIII, fig. 35).

Les coupes tangentielles, c'est-à-dire parallèles à la surface du corps, sont aussi très intéressantes et démontrent d'une façon évidente que l'arrangement des glandes est réellement tel qu'il vient d'être décrit. Nous examinerons successivement des coupes faites à différentes hauteurs en partant de la partie profonde des colonnettes.

La première, représentée planche XIII, figure 30, est faite dans le voisinage immédiat de la couche des muscles circulaires; les colonnes de glandes sont assez régulièrement arrondies en cet endroit, elles sont occupées dans toute leur étendue par les parties renflées des glandes; parmi ces glandes, les unes apparaissent, sur semblable coupe, remplies de protoplasme granuleux renfermant le noyau; elles sont donc coupées à la hauteur du noyau; les autres ont été rencontrées à un niveau un peu supérieur et sont déjà remplies du produit de sécrétion très finement granuleux. Une seconde coupe, planche XIII, figure 31, est pratiquée à mi-hauteur, par exemple, de la couche; les colonnettes sont alors régulièrement prismatiques; immédiatement contre les cloisons conjonctives nous avons la coupe d'éléments assez volumineux; tantôt nous y trouvons encore une fois du protoplasme avec noyau, d'autres fois, au contraire, nous n'avons que le produit de sécrétion; le centre des polygones est occupé par des espaces très petits, qui ne sont autres que les parties effilées servant de canaux excréteurs aux glandes plus profondément situées.

Enfin nous pouvons examiner une troisième coupe, à un niveau plus rapproché de la cuticule et passant dans la région des glandes à gros corpuscules; sur une semblable coupe les cloisons conjonctives délimitant des polygones assez réguliers sont encore visibles, mais elles sont devenues beaucoup plus minces que dans les coupes précédentes; les champs polygonaux que ces cloisons délimitent sont occupés dans toute leur étendue par de petits espaces, les uns finement granuleux et étant les parties effilées des glandes de la couche profonde, les autres remplis par un ou par un petit nombre de gros corpuscules et étant la coupe des glandes de la couche corticale.

Si l'on considérait une coupe tangentielle faite immédiatement au voisinage de la cuticule, on n'aurait plus de polygones, parce que les cloisons conjonctives s'arrêtent à quelque distance de la cuticule.

Dans cette première région de la ceinture comprenant, comme nous l'avons dit plus haut, la face dorsale et les faces latérales du corps depuis le 32^e^ jusqu'au 37^e^ segment inclus, les cloisons conjonctives sont très minces relativement à ce qu'elles sont à la face ventrale de la ceinture. Il ne m'a pas été possible d'y observer une seule fois des capillaires sanguins ; au point de séparation entre les glandes de la ceinture et les muscles circulaires, on trouve souvent des vaisseaux sanguins, mais je ne puis me rallier à l'opinion de *Claparède* (4), qui décrit une véritable couche vasculaire en cet endroit.

Les cloisons conjonctives ont ici la même constitution qu'à la face ventrale, mais elles sont moins nombreuses en ce sens qu'elles sont plus distantes les unes des autres, et elles sont aussi moins épaisses.

Dans cette région de la ceinture, on ne retrouve jamais trace de cellules hypodermiques non modifiées ; au voisinage de la cuticule, toute l'étendue de la ceinture est occupée par des parties de glandes leur servant de canaux excréteurs. Les glandes ont ici pris un tel développement qu'elles ont envahi même les sillons intersegmentaires qui, par suite, disparaissent souvent complètement, et les pores dorsaux sont également oblitérés dans cette région du corps.

2° *Deuxième région.* — Comprenant ce que *Herman Ude* (56) désigne sous le nom de *Tubercula pubertatis*, c'est un bourrelet longitudinal s'étendant sur quatre segments, du 33^e^ au 36^e^ inclus; ce bourrelet est ordinairement très apparent et présente une constitution histologique toute particulière. Nous trouvons dans cette région de la ceinture *trois sortes de glandes*, et en outre on y rencontre encore des cellules hypodermiques non modifiées (pl. XIII, fig. 32).

Nous avons d'abord les deux espèces de glandes que nous avons vues du côté du dos ; elles présentent les mêmes caractères et affectent la même disposition ; seulement, celles à produit de sécrétion très finement granuleux sont ici beaucoup moins nombreuses que du côté du dos et ne s'étendent vers la profondeur que jusqu'à environ mi-hauteur de la couche.

La moitié interne des colonnettes est occupée par des éléments spéciaux qui ont une forme et un aspect particuliers.

Ce sont des glandes provenant sans doute d'une modification des glandes finement granulées. Elles ont encore une forme analogue, l'extrémité renflée semble plus développée; en certains endroits on peut les voir s'amincir progressivement, à mesure qu'elles se rapprochent de la surface, et quoique je ne sois pas parvenu à les suivre avec certitude jusqu'à la surface du corps, il est cependant fort probable qu'elles s'ouvrent également à travers des pores de la cuticule. Leur contenu est beaucoup plus granuleux que celui des glandes de l'assise profonde dorsale; elles possèdent un noyau arrondi assez volumineux, avec nucléole très apparent.

Dans leur intérieur, on remarque souvent un réseau de trabécules, qui est constitué probablement de lamelles protoplasmiques, et cela donne alors à ces éléments un très bel aspect. Ce réseau est d'une analogie frappante avec celui que *List* (1) figure dans beaucoup d'éléments glandulaires monocellulaires.

L'arrangement de ces glandes doit être, au fond, le même que celui que nous avons vu pour les glandes finement granuleuses du côté du dos; seulement on n'obtient jamais ici des préparations aussi démonstratives; cela tient probablement à ce que les cloisons sont ici plus nombreuses, plus épaisses et surtout moins régulièrement distribuées.

Dans cette région de la ceinture, nous trouvons encore au voisinage de la cuticule, à la place de l'ancien hypoderme, quelques cellules ayant conservé leurs caractères primitifs, présentant encore leur grand noyau ovalaire; elles sont situées entre les extrémités superficielles des canaux excréteurs des glandes. Dans cette région, les cloisons sont beaucoup plus nombreuses et plus épaisses que du côté du dos. Elles sont manifestement constituées d'une substance granulée renfermant çà et là des noyaux, et dans laquelle courent des fibres

---

(1) Jos. List, *Ueber Becherzellen und Leydig'sche Zellen* (*Schleimzellen*). Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 26, H. 4, 1886.)

musculaires venant en partie de la couche des muscles circulaires, en partie aussi de la couche musculaire longitudinale, voire même des dissépiments ou cloisons intersegmentaires.

Ces cloisons conjonctivo-musculaires, assez épaisses à leur base, vont en diminuant à mesure qu'elles se rapprochent de la surface du corps.

La direction moyenne des fibres musculaires qui entrent dans la constitution des cloisons est normale à la surface, de sorte que ces muscles, par leur contraction, favorisent le rejet du produit de sécrétion des glandes, en donnant lieu à une dépression de la couche.

Ici l'on trouve assez souvent des capillaires sanguins courant dans l'épaisseur des cloisons, entre les colonnettes de glandes, allant jusqu'à quelque distance de la cuticule pour se replier en anses et revenir de nouveau vers les muscles circulaires. Je dois me rallier ici à la manière de voir de *R. Horst* (18), qui considère ces capillaires comme ramifications des vaiseaux de la couche musculaire sous-jacente, et ne puis admettre l'existence d'une couche vasculaire proprement dite entre la ceinture et les muscles circulaires.

3° *Troisième région.* — A la face ventrale de la ceinture nous retrouvons les deux espèces de glandes que nous avons vues du côté du dos, mais elles sont ici moins nombreuses et moins développées. Cette région se fait remarquer: 1° en ce qu'un nombre relativement considérable de cellules hypodermiques ont persisté; 2° en ce que les cloisons conjonctives, très nombreuses, sont fort rapprochées les unes des autres. Ces cloisons s'étendent depuis les muscles circulaires jusqu'à la base de l'hypoderme primitif, c'est-à-dire jusqu'à la limite profonde des cellules hypodermiques non modifiées; il en est probablement de même pour les cloisons conjonctives du côté du dos, mais on ne peut aussi facilement s'en assurer là, parce que les cloisons étant beaucoup plus minces et beaucoup moins abondantes, l'observation y est plus difficile à faire. Du côté de la face ventrale, l'épaississement de la couche hypodermique est loin d'être aussi considérable que du côté du dos, la modification ne se fait pas au niveau des sillons intersegmentaires.

L'examen de la figure 33, planche XIII, qui nous représente une coupe transversale de la ceinture au niveau du 34e segment, nous montre la place occupée par les différentes régions décrites.

La région dorsale s'étend du côté du dos et sur les faces latérales, et comprend la partie *A*, *B*, *C* de la coupe.

La seconde région, désignée par *Ude* (56) sous le nom de *Tubercula pubertatis,* règne de *A* en *A'* et de *C* en *C'*.

La troisième région ou région ventrale est limitée entre *A'* et *C'*.

Telle est la constitution de la ceinture s'étendant du 32e au 37e segment inclus. Il me reste à dire maintenant quelques mots d'une autre partie modifiée de l'hypoderme du Lombric, qui semble avoir complètement échappé jusqu'aujourd'hui aux investigations des différents auteurs.

Indépendamment de la ceinture telle qu'elle vient d'être décrite, il faut considérer comme en faisant partie toute la face ventrale du corps s'étendant en avant, à partir de la ceinture (*s. str.*) jusqu'au 15e segment antérieur, c'est-à-dire jusqu'aux orifices sexuels mâles.

Dans toute cette partie du corps, l'hypoderme présente les mêmes caractères, un peu atténués cependant, qu'à la face ventrale de la ceinture proprement dite; en outre, sur les bords de la face ventrale, il règne dans toute cette région, à droite et à gauche, un bourrelet longitudinal s'étendant du 15e au 33e segment, pour être ici en continuité avec les *Tubercula pubertatis* d'*Ude*. Ces bourrelets sont surtout apparents sur les individus durcis par le liquide de Kleinenberg ou acide picro-sulfurique.

La figure 18, planche XII, représente l'extrémité antérieure d'un individu ainsi traité. Dans l'étendue de ces bourrelets nous avons la même constitution de l'hypoderme que dans les *Tubercula pubertatis*, seulement encore une fois, la modification de l'hypoderme s'y est faite à un moindre degré. Cette modification ne se fait pas au niveau des sillons intersegmentaires, où l'hypoderme est réduit à une assise unique de cellules cuboïdes, comme c'est le cas partout, si ce n'est dans la partie dorsale de la ceinture proprement dite.

Comment se fait-il maintenant que ces bourrelets, qui sur le vivant sont très peu visibles, au point qu'ils échappent à un examen superficiel, deviennent si marqués sur des individus durcis? Cela résulte de ce qu'il existe dans l'épaisseur des téguments, à droite et à gauche de la ligne médiane, des muscles spéciaux en rapport avec ces bourrelets, en ce sens que leur contraction a pour effet de faire apparaître nettement à l'extérieur les bourrelets dont nous venons de parler. Nous nous occuperons plus loin de ces muscles.

La ceinture est donc un organe essentiellement glandulaire, qui atteint son maximum de développement à l'époque de la maturité des produits sexuels. Les glandes que l'on y rencontre sont homologues de celles de l'hypoderme ordinaire, elles n'en diffèrent que par l'énorme développement qu'elles ont pris dans cette région du corps. Leur contenu est le même, le noyau occupe la même place et elles s'ouvrent à la surface du corps à travers les pores de la cuticule. Nous trouvons cependant dans une partie de la ceinture une troisième espèce de glandes, dont le contenu diffère de celui des autres glandes, mais n'en est cependant probablement qu'une modification. Le fait de trouver dans la ceinture des capillaires sanguins, fait qui paraissait de prime abord si surprenant, s'explique maintenant avec la plus grande facilité. Cela provient uniquement de ce que les glandes hypodermiques se sont enfoncées par groupes dans le tissu sous-jacent, et entre ces groupes de glandes se trouvent donc des dépendances de la couche des muscles circulaires, des cloisons dans lesquelles la présence de vaisseaux sanguins et d'éléments musculaires n'a plus rien qui puisse nous surprendre.

Signification des glandes en colonnettes. — Les glandes de la ceinture, qui affectent surtout du côté du dos une disposition si régulière, constituent un type glandulaire à part, que je propose de désigner sous le nom de *glandes sociales.*

Les organes glandulaires, considérés dans l'ensemble du règne animal, peuvent être divisés en deux grands groupes primaires :

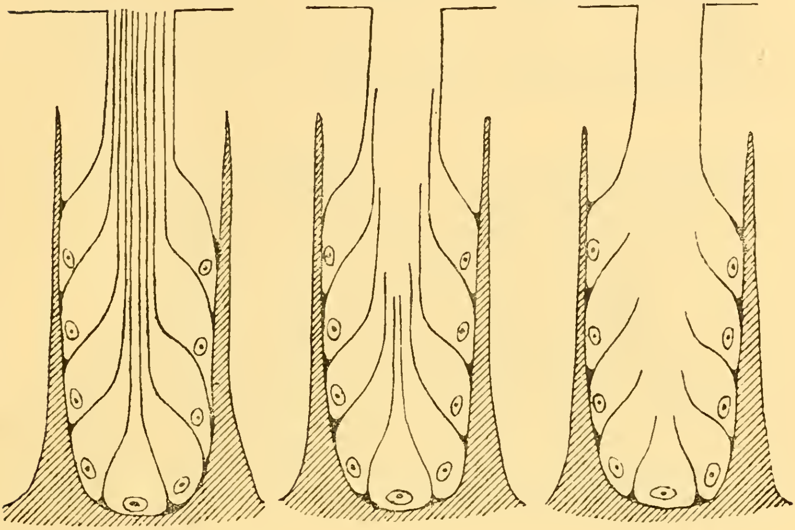
Les glandes *monocellulaires* ou *éléments glandulaires*, et les *glandes proprement dites* ; les monocellulaires étant des cellules à fonction glandulaire dans l'épaisseur d'un épithélium ou de l'épiderme; les glandes proprement dites se ramenant toutes à un type unique qui a été d'abord bien défini par *Jean Müller*, et consistant toujours et exclusivement dans un diverticule ou une invagination d'une peau ou d'une muqueuse.

Les glandes de ce second groupe sont alors subdivisées en trois classes, suivant que le cul-de-sac présente à son fond le même diamètre qu'à son embouchure (*tubuleuses*), ou qu'il est renflé dans la profondeur en une dilatation vésiculeuse (*acineuses*), ou que le cul-de-sac présente par sa forme une transition entre les *tubuleuses* et les *acineuses*, et dans ce cas les glandes sont dites *tubo-acineuses*.

Ensuite, on distingue deux sous-classes pour chacune de ces trois formes suivant que le cul-de-sac reste simple ou se ramifie en branches secondaires, tertiaires, etc. (*simples*, *composées*).

Or, il se fait que les glandes de la partie dorsale et des parties latérales de la ceinture de Lombric terrestre nous offrent un bon type de transition entre les deux groupes de glandes actuellement établis. Ce sont des glandes monocellulaires réunies par groupes, associées en quelque sorte, qui conservent chacune son canal excréteur propre, mais toutes les glandes qui constituent dans leur ensemble un de ces groupes, une de ces associations, sont enveloppées par une enveloppe conjonctivo-musculaire commune. Supposons, par exemple, que les canaux excréteurs des glandes d'une colonnette de la ceinture se raccourcissent de plus en plus, et nous finirons par obtenir identiquement ce qui se présente, par exemple, dans une glande proprement dite.

Comparer à ce sujet les figures suivantes :

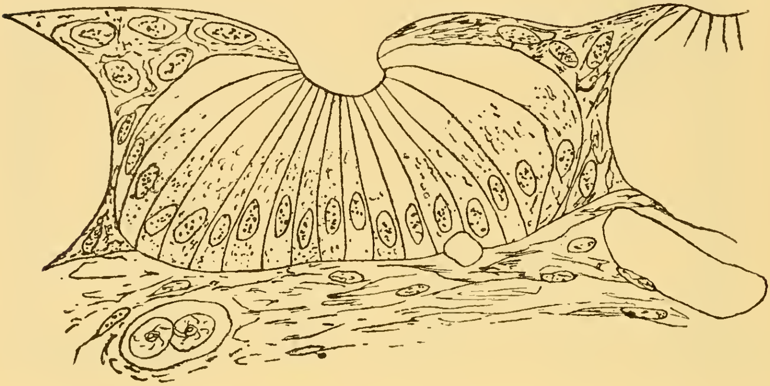


Tout récemment *F. E. Schulze* (1) a décrit dans l'épaisseur de l'épithélium de la cavité buccale primordiale de *Pelobates fuscus* des éléments glandulaires spéciaux, serrés en grand nombre les uns contre les autres et qu'il appelle *glandes épithéliales plates.* Ces glandes, décrites par *Schulze,* peuvent être appelées aussi *glandes sociales* et constituer aussi une transition entre les glandes élémentaires et les glandes proprement dites, définies par *Jean Müller* comme invaginations ou diverticules d'une peau ou d'une muqueuse. Seulement, les glandes de la ceinture du Lombric se rapprochent davantage des glandes proprement dites; les glandes décrites par *F.-E. Schulze* sont *intra-épithéliales,* tandis que celles du Lombric sont *sous-épithéliales,* elles se sont enfoncées par groupes dans le tissu sous-jacent et l'on peut distinguer à chacun de ces groupes, à chacune de ces associations, une partie épithéliale ou glandulaire et une partie enveloppante conjonctivo-musculaire, comme c'est le cas pour toute glande proprement dite.

---

(1) F.-E. Schulze, *Ueber das Epithel der Lippen der Mundrachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von* Pelobates fuscus. Berlin, Septembre 1888.

Voici une figure de *Schulze* représentant une de ces glandes épithéliales plates (Taf. 4, fig. 31):



Nous pourrons dresser comme suit le tableau des différentes sortes de glandes connues aujourd'hui:

I. *Glandes monocellulaires ou élémentaires.*				
II. *Glandes sociales*		*intra-épithéliales.*		
		sous-épithéliales.		
III. *Glandes proprement dites.*	A. *Glandes simples*	*tubuleuses*	*non ramifiées*	(Lieberkühn).
			ramifiées	(utérines).
		alvéolaires	*non ramifiées*	(follicule de l'ovaire).
			ramifiées	(Meibomius).
	B. *Glandes composées*	*tubuleuses*	*lobulaires.*	(foie).
			lobaires.	(testicule).
		alvéolaires	*lobaires.*	(poumon).

Pour les glandes proprement dites nous nous bornons à reproduire la nouvelle classification proposée dernièrement par *W. Flemming* (¹).

(¹) *Ueber Bau und Eintheilung der Drüsen* (ARCHIV FÜR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE, 1888).

Développement de la ceinture. — Nous avons terminé maintenant l'étude histologique de l'épiderme du Lombric; je ne passerai pas au chapitre suivant, sans dire quelques mots de ce que j'ai pu observer, dans le courant de cette étude, au sujet du développement de la ceinture.

Il est certain que les glandes de la ceinture ont pour origine les glandes de l'hypoderme qui elles-mêmes proviennent de cellules hypodermiques basilaires. Des coupes transversales ou longitudinales à travers une ceinture en voie de développement nous montrent cela avec la plus grande évidence. La modification se fait plutôt à la face ventrale qu'à la face dorsale, et alors que l'on ne peut encore voir, sur un individu vivant, la modification de la région dorsale, les *Tubercula pubertatis* sont déjà nettement marqués sur les bords de la face ventrale.

C'est du côté du dos que l'on peut faire les observations les plus intéressantes. Dans la couche hypodermique basilaire se produit une abondante multiplication cellulaire; on y trouve bientôt une quantité énorme de noyaux, constituant une véritable couche et tellement nombreux qu'ils semblent serrés les uns contre les autres. Un peu plus tard, ces noyaux affectent sur les coupes une disposition particulière, ils apparaissent comme répartis en groupes, chaque groupe ayant la forme d'une partie de cercle, la convexité étant dirigée du côté des muscles circulaires, et entre deux groupes voisins existe déjà une papille conjonctive s'engageant, à la façon d'un coin, entre les groupes d'éléments hypodermiques basilaires.

Chacun de ces groupes va donner naissance à ce que nous avons appelé une colonnette de glandes. Les cellules vont se transformer en éléments glandulaires qui, d'une part, iront s'ouvrir à l'extérieur à travers les pores de la cuticule, d'autre part s'allongeront considérablement vers l'intérieur en prenant la disposition caractéristique que nous avons décrite plus haut. Les cloisons conjonctives sépareront entre elles les différentes colonnettes, et dans ces cloisons s'engageront les fibres musculaires et en certains endroits des capillaires sanguins. En somme, nous aurons la constitution de la ceinture, telle que nous avons appris à la connaître dans les pages précédentes.

Différentes parties et rôle de la ceinture. — Nous avons vu que la modification de l'hypoderme n'est pas limitée aux segments de la ceinture (*s. str.*), mais que toute la face ventrale du Lombric, depuis les orifices sexuels mâles jusqu'au 32e anneau, présente, au fond, la même constitution que dans les segments de la ceinture proprement dite.

A l'ensemble de toute la partie modifiée de l'hypoderme nous laisserons le nom de *clitellum* donné par *Willis* à la région s'étendant du 32e au 37e segment inclus.

Dans ce *clitellum*, nous distinguerons une partie dorsale et une partie ventrale. La partie dorsale est constituée par une portion très enflée de l'hypoderme, se trouvant dans l'étendue de six segments sur la face dorsale et sur les faces latérales du corps; elle a, par conséquent, la forme d'une selle.

La partie ventrale est beaucoup plus étendue et va du 15e au 37e segment. Nous trouvons à la face ventrale un large sillon délimité par deux bourrelets.

Le sillon, nous l'appellerons *sillon génital*, et les bourrelets, *bourrelets du sillon.*

Nous pouvons ensuite distinguer dans le sillon comme dans les bourrelets deux portions, une antérieure et une postérieure.

La portion antérieure du sillon est délimitée à droite et à gauche par les bourrelets que nous avons décrits du 15e au 33e segment, et la partie postérieure du sillon est comprise entre les bourrelets très apparents qui se trouvent sur les segments 33, 34, 35, 36, et que *Ude* désigne sous le nom de *Tubercula pubertatis.*

Voici donc les différentes parties à distinguer dans le *clitellum* :

- *Clitellum*
  - *Partie dorsale.*
  - *Partie ventrale*
    - *Sillon génital* . .
      - portion antérieure.
      - portion postérieure.
    - *Bourrelets du sillon*
      - portion antérieure.
      - portion postérieure.

Le rôle de la ceinture doit être important, étant donné le grand développement et la complication de cet organe.

Hering (15) a décrit, le premier, la manière dont la ceinture intervient lors de l'accouplement des Lombrics : les deux individus s'accolent par leur face ventrale, et la ceinture de chacun d'eux sécrète un anneau mucilagineux qui l'unit à son compagnon.

D'autres ont attribué à la ceinture la sécrétion des capsules ovigères. Quoi qu'il en soit, le rôle du *clitellum* doit être assez complexe, et des observations précises à ce sujet seraient du plus haut intérêt. Dans ce but, il faudrait conserver un grand nombre de Lombrics dans un milieu approprié, dans de la bonne terre végétale maintenue dans des conditions favorables d'humidité et observer les modifications qui se produisent dans la région du *clitellum* avant, au moment et après la période de reproduction ; ce serait là l'objet d'une étude particulière, demandant beaucoup de soins et surtout assez bien de temps.

Il est fort probable que les bourrelets du sillon deviennent plus accentués au moment de l'accouplement, par suite de la contraction de muscles spéciaux (*muscles arciformes*) que nous décrirons dans la paroi du corps de cette région ; le sillon génital devient donc plus profond, il prend l'apparence d'une gouttière. Les individus s'accolent de telle sorte que les bourrelets de l'un s'appliquent contre les bourrelets de l'autre, et la gouttière qui règne à la face ventrale de l'un des animaux accouplés constitue avec celle de son compagnon un canal à travers lequel peut couler le sperme.

Disons, avant de terminer ce chapitre, que les Lombrics tels qu'on les récolte ont toujours le tube digestif rempli de terre. Or, dans ces conditions, il est impossible de pratiquer des séries de coupes à travers le corps du Ver.

Il est absolument nécessaire de débarrasser le tube digestif de son contenu naturel et de remplacer celui-ci par une autre substance susceptible de se laisser couper au rasoir.

La substance qui jusqu'aujourd'hui a offert les plus grands avantages est le marc de café, employé en premier lieu à cet effet par *Carl Vogt* et *Émile Yung*.

Dans ces derniers temps, *Friedländer* a fait usage d'une pâte obtenue en délayant du papier-filtre dans l'eau. Cette méthode lui a été communiquée par le D^r *Kükenthal*, professeur à Iéna.

Cette pâte présente un grand inconvénient, c'est qu'en passant par les réactifs dont on se sert pour l'enchâssement des objets, elle devient tellement dure qu'il est impossible d'en obtenir des coupes convenables. On ne parvient à faire des séries de coupes que dans les endroits où il n'y a rien dans la cavité du tube digestif, ce qui se présente à certains endroits, parce que le papier, dans son passage à travers le corps du Lombric, se prend en boules plus ou moins volumineuses, distancées les unes des autres parfois de plusieurs millimètres.

C. Système musculaire.

Avant de commencer l'étude des couches musculaires de la paroi du corps, je dois attirer l'attention sur la difficulté que l'on éprouve à distinguer, chez le Ver adulte, ce qui est musculaire de ce qui est conjonctif.

On sait aujourd'hui d'une façon certaine que chez les Vertébrés ce sont des parties bien distinctes du mésoderme qui donnent naissance, d'une part, aux éléments musculaires, d'autre part, au tissu conjonctif; mais d'après ce que l'on connaît actuellement sur le développement des Annélides, il n'en serait pas de même pour le Lombric terrestre.

Ainsi, d'après les observations faites par M. *J. Fraipont* (1) sur le développement du genre *Polygordius*, une seule et même couche cellulaire donnerait naissance dans toute son étendue aux éléments musculaires, à ce qu'on peut appeler tissu conjonctif et à la membrane péritonéale.

On n'a pas encore de données précises sur le développement des couches musculaires chez le Lombric terrestre; mais si l'on peut conclure des processus évolutifs observés chez le *Polygordius* aux processus chez le *Ver de terre*, nous comprenons combien il sera difficile de dire, à l'examen des couches musculaires de l'adulte, ce qui est conjonctif et ce qui est musculaire.

---

(1) JULIEN FRAIPONT. *Monographie du genre* Polygordius (FAUNE ET FLORE DU GOLFE DE NAPLES, 1887).

Il est des endroits où les éléments musculaires du Lombric sont rassemblés par groupes ou par séries, et entre ces séries ou ces groupes d'éléments musculaires nous trouvons une substance granulée, renfermant une quantité de noyaux, que l'on est porté à désigner sous le nom de tissu conjonctif. D'autres fois, il n'existe entre les éléments musculaires que très peu de cette substance granulée et les noyaux sont assez rares; dans ce cas, le mot tissu conjonctif semble très peu justifié, et est-il préférable de dire substance intercolumnaire ou simplement stroma granuleux?

Cette restriction faite, nous commencerons l'étude du système musculaire du Lombric. Quelle que soit la partie du corps dans laquelle on étudie le tissu musculaire, nous retrouverons partout les mêmes éléments musculaires qui, d'après la constitution qu'ils présentent, méritent le nom de *colonnes musculaires*.

Le système musculaire du Lombric peut être subdivisé en quatre parties :

1° Couches musculaires de la paroi du corps;
2° Couches musculaires de la paroi du tube digestif;
3° Muscles des dissépiments ou cloisons intersegmentaires;
4° Enveloppe musculaire du système nerveux central.

Mais en réalité toutes ces parties, que nous décrirons séparément, ont des connexions entre elles ; c'est ainsi que les muscles des dissépiments unissent ceux de la paroi du corps à ceux de la paroi du tube digestif, et nous verrons aussi qu'en certains endroits la gaine musculaire de la chaîne ganglionnaire est directement en rapport avec les muscles de la paroi du corps.

Muscles de la paroi du corps.

Immédiatement sous l'épiderme viennent les couches musculaires de la paroi du corps; elles ne sont séparées de l'épiderme que par une mince couche de substance conjonctive, que l'on a souvent désignée sous le nom de membrane basilaire. Nous considérerons séparément, comme on l'a toujours fait jusqu'à présent :

a) *Les muscles circulaires* et

b) *Les muscles longitudinaux.*

La couche circulaire est en dehors, la couche longitudinale en dedans.

Nous verrons qu'il faut distinguer en outre une troisième catégorie de muscles que nous appellerons

c) *Les muscles arciformes*, qui n'existent que dans une région déterminée de la paroi du corps, depuis les orifices sexuels mâles jusqu'à l'extrémité postérieure du *clitellum*. Enfin,

d) *Les muscles des soies*. Nous les décrirons également comme faisant partie des muscles de la paroi du corps. Ils servent soit à faire proéminer les soies au dehors, soit à les faire rentrer dans l'épaisseur des téguments.

a) *Muscles circulaires.* — Ces muscles constituent à peu près une couche continue, interrompue seulement par les soies, les pores dorsaux et les canaux excréteurs des organes sexuels et segmentaires; à ces niveaux, les fibres musculaires s'écartent uniquement de la quantité nécessaire pour livrer passage aux organes sus-mentionnés.

Si nous examinons, par exemple, une coupe tangentielle de la paroi du corps passant par un groupe quelconque de soies, nous apercevons deux fentes en forme de boutonnières; ces fentes sont délimitées par les fibres musculaires s'écartant au niveau pour se rapprocher aux extrémités de ces fentes au point de se rejoindre même entre les deux fentes livrant passage aux soies d'un même groupe (pl. XII, fig. 28).

Les ouvertures en forme de boutonnières, laissées libres par les fibres musculaires, sont occupées par les soies entourées de leurs follicules; entre le follicule sétigère et les fibres musculaires voisines, nous trouvons souvent une certaine quantité de substance conjonctive avec noyaux, parfois la coupe d'un vaisseau sanguin (pl. XII, fig. 28).

Il est évident que si nous ne considérons la couche des muscles circulaires que par rapport à la surface du corps, cette couche est interrompue également au niveau des orifices buccal et anal; mais dans ces deux endroits, il n'y a pas réellement une interruption dans la couche, il y a une simple inflexion en même temps que diminution d'épaisseur, et les muscles de la paroi du corps se continuent sans aucune ligne de démarcation avec la couche des muscles circulaires qui fait partie de la paroi du tube digestif (pl. XIV, fig. 40).

L'épaisseur de la couche est fort inégale, suivant les endroits où sont pratiquées les coupes que l'on étudie; comme nous venons de le voir, elle diminue progressivement d'épaisseur aux extrémités du Ver pour se continuer dans la couche des muscles circulaires du tube digestif, couche d'une puissance notablement moindre que celle du tube musculo-cutané.

Dans un segment donné, la couche a son maximum d'épaisseur au milieu du segment, son minimum au niveau des sillons intersegmentaires. La diminution d'épaisseur depuis le milieu du segment jusqu'au voisinage des sillons est presque insensible, puis la couche se réduit brusquement à un minimum qui est atteint au fond des sillons qui séparent entre eux les segments.

Quelques auteurs, entre autres *Perrier*, nient même l'existence de muscles circulaires au niveau des sillons intersegmentaires, mais cela n'est pas le cas; il y persiste toujours une partie de la couche, mais elle y est réduite à une, deux ou trois assises de fibres de petit diamètre.

La différence d'épaisseur au milieu et aux limites des segments est d'autant plus frappante que les sillons sont plus accentués ou plus profonds. Sur un individu vivant, il est facile de voir, même à l'œil nu, que c'est dans la partie antérieure du corps que ces sillons sont surtout profonds; aussi c'est dans cette région du corps que la couche des muscles circulaires est réduite au fond des sillons à une seule assise de fibres, tandis que dans le reste du corps on y retrouve deux et même trois assises. Ce qui rend encore cette différence d'épaisseur plus frappante dans la partie antérieure du corps, c'est que la couche des muscles circulaires y est plus développée et que les segments ont extérieurement une forme beaucoup plus bombée que dans la partie postérieure du corps. On peut comparer à ce sujet les deux diagrammes représentés planche XIV, figures 45 et 46;

le premier est une coupe longitudinale d'un segment de la partie antérieure du corps, le second celle d'un segment de la région moyenne ou postérieure. Ces figures sont prises toutes deux du côté dorsal.

La couche des muscles circulaires est également réduite dans l'étendue de la ceinture, surtout à la face ventrale; ceci est sans doute en rapport avec la quantité assez considérable d'éléments musculaires qui s'engagent dans l'épaisseur de l'hypoderme modifié de cette région du corps pour y constituer les cloisons séparant entre elles les colonnettes de glandes.

Disons encore que les fibres de cette couche s'écartent aussi les unes des autres dans beaucoup d'endroits, pour livrer passage aux vaisseaux sanguins et aux muscles qui traversent la couche dans différentes directions. Ces muscles sont ou bien des muscles arciformes, ou des muscles provenant des dissépiments, ou enfin des muscles présidant aux mouvements des soies.

Cette couche est constituée par des éléments musculaires à direction circulaire, entre lesquels se trouve interposée une substance granulée multinucléée; les noyaux sont en nombre infiniment variable suivant les endroits.

Ces éléments musculaires ont été désignés sous le nom de fibres, nous verrons que d'après leur constitution il vaudra mieux les désigner sous le nom de *colonnes musculaires*, étant donnée l'analogie de structure qu'ils présentent avec ce que l'on désigne sous ce nom dans un muscle de Vertébré. Ces éléments musculaires présentent différentes formes à la coupe transversale : leur coupe est circulaire, ovalaire, d'autres fois polygonale, ou encore rubanée, quelquefois même elle se présente irrégulièrement bosselée, et ceci surtout au voisinage des muscles longitudinaux.

Le diamètre de ces éléments varie énormément d'une colonne à l'autre; en règle générale, il augmente de dehors en dedans. Les plus grosses colonnes se trouvent au voisinage des muscles longitudinaux, d'où elles vont en diminuant assez régulièrement d'épaisseur pour se réduire à un minimum au voisinage de l'hypoderme.

Tous ces éléments sont pour ainsi dire empâtés dans un stroma granuleux plus ou moins abondant; tantôt ils sont répartis en petits groupes composés d'un nombre plus ou moins considérable de colonnes, tantôt ils sont isolés et très irrégulièrement distribués; mais il arrive également, et c'est le cas notamment vers le milieu des segments, surtout au voisinage des groupes de soies, que les éléments musculaires affectent une disposition toute caractéristique; ils sont là disposés en séries radiaires par rapport à l'axe du corps, les séries étant séparées les unes des autres par une couche de tissu conjonctif à travers laquelle passent souvent des vaisseaux sanguins ou des muscles servant aux mouvements des soies. Chaque série est formée d'un nombre assez considérable d'éléments, et leur arrangement est d'une analogie frappante avec ce que nous trouverons dans la couche musculaire longitudinale (pl. XIV, fig. 43).

Quelle est maintenant la constitution d'une de ces colonnes et quelle est sa valeur morphologique?

D'après *Claparède*, ces éléments ont une constitution fibrillaire qui se laisse mettre en évidence par la dissociation, parce que l'on peut observer alors des fibrilles isolées qui prennent souvent une forme ondulée; *Claparède* dit qu'il ne peut être question de substance corticale et axiale dans la fibre musculaire du Lombric et que cette fibre ne possède pas de noyau.

D'après les recherches que *Schwalbe* publia la même année sur la structure de la fibre musculaire chez les Invertébrés et dans lesquelles il décrit aussi les fibres du Lombric, il faut distinguer dans ces éléments deux substances chimiquement différentes, l'une contractile, occupant la périphérie, l'autre centrale ou axiale. D'après *Schwalbe,* la fibre musculaire du Lombric est enveloppée d'un sarcolemme et possède, de plus, un noyau situé en dehors de la substance contractile. Le sarcolemme fut également admis dans ces éléments par *Weissmann* et *Leydig.*

Dans le travail de *Hermann Ude* (56), paru récemment, nous trouvons un peu plus de détails au sujet de la fibre musculaire du Lombric. D'après lui, la striation longitudinale provient de ce que la fibre est constituée de fibrilles aplaties, ces fibrilles étant placées les unes à côté des autres et occupant toute la longueur de l'élément musculaire. Ces fibrilles aplaties, sur une coupe, traversent de part en part la fibre quand celle-ci est de faible diamètre; dans les fibres volumineuses, au contraire, ces fibrilles sont radiairement disposées à la périphérie et laissent au centre un espace, de forme variable, suivant la forme qu'affecte la fibre elle-même, occupé par la substance axiale de *Schwalbe*. D'après *Hermann Ude*, la fibre musculaire du Lombric n'a pas de sarcolemme, mais il lui décrit un noyau situé à la face externe de la fibre; ce noyau est ovalaire, à grand axe parallèle à l'axe longitudinal de l'élément musculaire.

Voici comment est constitué, d'après ces nouvelles recherches, l'élément musculaire du Lombric. Nous l'appellerons désormais *colonne musculaire*. Par macération dans l'alcool au tiers de *Ranvier*, il est difficile d'obtenir de bonnes préparations d'éléments isolés, car la plupart du temps ils restent accolés, en plus ou moins grand nombre, par de la substance intercolumnaire, ou bien on ne trouve isolés que des morceaux d'éléments brisés pendant la dissociation. Une méthode, qui vaut infiniment mieux, c'est de placer pendant vingt-quatre heures dans l'acide nitrique à 20 °/o un morceau de la paroi du corps. On peut alors aisément détacher des lambeaux de la couche musculaire circulaire et on place ces lambeaux dans un tube à réaction à moitié rempli d'alcool au tiers, puis on agite et les éléments musculaires se séparent très bien les uns des autres. On laisse déposer, puis on décante, on remplace alors l'alcool au tiers par une matière colorante, du carmin boracique, par exemple, on agite légèrement, puis on laisse agir le carmin pendant environ vingt-quatre heures; on décante de nouveau et on remet de l'alcool à 65°. On peut alors examiner les éléments isolés dans l'alcool ou bien les monter dans le baume de Canada, en passant par les alcools de plus en plus forts jusqu'à l'absolu, puis par l'essence de térébenthine. On trouve alors sur les préparations des éléments musculaires isolés et ils se présentent tels que nous en voyons planche XIII, figure 41.

Ils ont une forme de fuseau très allongé, terminé en pointe effilée aux deux extrémités. Il s'en trouve parfois, à l'une des extrémités desquels on croirait voir une bifurcation, mais en examinant de plus près on remarque qu'il n'en est rien, que cette apparence provient uniquement de ce que les extrémités de deux éléments distincts sont juxtaposées.

On trouve quelquefois un noyau appliqué contre les colonnes musculaires, mais c'est cependant chose relativement rare, et l'on ne peut en conclure à la nature cellulaire des éléments que nous étudions. Ce noyau occupe des niveaux très différents dans le sens de la longueur, tantôt au milieu, tantôt au voisinage d'une extrémité. Ce noyau, comme toute la colonne d'ailleurs, est souvent entouré d'une substance granuleuse qui n'est autre que du protoplasme intercolumnaire. Ajoutons encore qu'il ne faut pas s'étonner de trouver des noyaux appliqués contre un même élément musculaire.

L'élément musculaire est partout le même, n'importe dans quel endroit du corps on l'examine ; qu'il s'agisse de la paroi du corps, de la paroi du tube digestif, etc. Nous allons décrire cet élément ici, mais je dois dire dès à présent que les détails de structure apparaissent toujours plus nettement sur les éléments musculaires entrant dans la constitution de la paroi de cette partie du tube digestif, désignée sous le nom de *gésier* ou estomac. Non seulement ces éléments s'isolent ici avec la plus grande facilité, mais sur les coupes transversales et longitudinales les détails apparaissent toujours avec plus de netteté (pl. XIII, fig. 47 et 49). J'ai obtenu cependant des préparations démonstratives en ce qui concerne les éléments musculaires de la paroi du corps et il ne peut rester de doute que l'élément musculaire du Lombric ne soit partout le même.

L'élément musculaire présente une striation longitudinale et en certains endroits on distingue une striation transversale assez nette. Cependant l'examen d'éléments isolés ne nous permet pas d'analyser la constitution intime de la substance musculaire et pour cela nous allons étudier d'abord des coupes longitudinales de la paroi du corps; sur ces coupes les muscles circulaires seront coupés transversalement et voici les particularités qu'on observe dans ces conditions.

Si l'on a eu soin de durcir les tissus par un réactif convenable, — et dans ce cas-ci c'est au *liquide de Flemming* ou aux alcools successifs qu'il faut s'adresser — et qu'après cela on a coloré par une matière d'aniline sur porte-objet dans le cas de l'emploi du *liquide de Flemming* — par le carmin boracique et en masse dans le cas où l'on s'est servi d'alcool pour durcir, — on obtient les éléments dans un admirable état de conservation et les détails de structure apparaissent le plus souvent avec grande évidence.

Étudions d'abord la coupe transversale d'une colonne musculaire de faible diamètre, soit au niveau des sillons intersegmentaires, soit au voisinage de l'hypoderme.

Toute la surface de la coupe est doublement striée, mais les stries sont toujours beaucoup plus apparentes dans une direction que dans l'autre, au point que jusqu'ici on n'a décrit qu'une striation dans un sens, formée par des lignes continues (*Hermann Ude*).

Un examen attentif nous montre que ces stries très nettes ne sont pas de simples lignes, mais ont une constitution moniliforme. Elles sont formées par un certain nombre de renflements réunis entre eux par des parties plus amincies. Ce système de stries traverse la colonne musculaire de part en part, ce qui ne sera plus le cas dans les éléments plus épais.

L'autre système de stries est beaucoup moins marqué et ne devient bien visible qu'en certains endroits; cette striation résulte de ce que les renflements des fortes stries se trouvent sur un certain nombre de lignes à des hauteurs égales, et il semble qu'on distingue par ci par là des filaments très ténus réunissant les renflements dans cette direction.

Si nous considérons maintenant une coupe transversale de la paroi du corps, sur laquelle les éléments musculaires circulaires seront coupés longitudinalement, nous retrouvons encore la double striation. La plus marquée est donnée par les fibrilles parallèles à l'axe de la colonne, c'est la striation longitudinale.

Ces fibrilles sont également moniliformes, quoique ce soit généralement moins apparent que sur les stries que nous venons de voir sur une coupe transversale de la colonne. Il arrive aussi que l'on distingue sur ces coupes longitudinales des éléments musculaires une légère striation transversale qui, encore une fois, est le résultat de la disposition à des niveaux égaux des renflements des fibrilles longitudinales.

Sans vouloir identifier la structure des colonnes musculaires du Lombric à celle des Arthropodes et des Vertébrés, au point de vue du caractère de la striation, nous pouvons dire cependant qu'en somme la substance contractile d'une colonne musculaire du Lombric ne serait pas sans analogie avec ce que l'on connaît depuis quelques années dans les muscles striés des Vertébrés, des Arthropodes et de quelques autres groupes du règne animal.

Cette structure diffère sensiblement d'un groupe à l'autre, mais elle est au fond la même partout.

Se fondant d'une part sur ses recherches sur la structure du protoplasme des Spermatozoïdes et de l'œuf de l'Ascaris, et d'autre part sur les résultats fournis par l'étude de la constitution de la substance musculaire striée des muscles des Arthropodes, *Ed. Van Beneden* (¹) a, le premier, signalé les analogies de structure que manifeste toute substance contractile, qu'elle soit protoplasmique ou musculaire.

On trouve dans le protoplasme comme dans la substance musculaire striée, deux éléments essentiels : une substance est structurée, l'autre probablement liquide ou demi-liquide. La première se constitue de grains ou microsomes, reliés entre eux par des filaments très ténus, désignés par l'auteur sous le nom d'interfils et qui auraient la même composition chimique que les microsomes, si l'on se rapporte aux données fournies par l'action des réactifs et des matières colorantes en particulier.

Pour *Ed. Van Beneden*, ces éléments structurés seraient essentiellement la partie contractile de la substance protoplasmique ou musculaire.

(¹) *Archives de Biologie*, t. IV, 1883.

L'étude minutieuse que j'ai faite de la constitution histologique des éléments musculaires du Lombric, universellement reconnus comme des fibres non striées, m'autorise à affirmer l'existence dans ces éléments de microsomes réunis entre eux par des interfils, tant dans le sens longitudinal que dans le sens transversal. L'alignement des microsomes donne lieu à une striation qui, pour être peu apparente à première vue, n'en est pas moins évidente si l'on recourt à un examen plus approndi de l'aspect que présentent les fibres, soit en coupe transversale, soit en coupe longitudinale, en se servant d'un grossissement suffisant et d'un éclairage convenable.

La substance contractile du Lombric serait constituée de fibrilles musculaires s'entre-croisant dans les trois directions de l'espace, et aux entrecroisements existent des renflements ou nodosités qui donnent à ces fibrilles un aspect moniliforme. Il est évident que cet aspect sera plus ou moins apparent sur les coupes suivant l'état de contraction des colonnes musculaires.

Étant donnée la forme de ces fibrilles, qu'elles sont constituées de parties plus épaisses réunies par des parties plus amincies, il est évident qu'il doit exister entre elles une substance liquide ou demi-liquide interfibrillaire; c'est elle que nous allons rencontrer en plus grande abondance dans les colonnes plus épaisses et accumulée surtout au centre de l'élément musculaire où elle correspond à la substance axiale de *Schwalbe*.

Si nous examinons la coupe transversale d'une colonne musculaire au voisinage des muscles longitudinaux, elle se fait remarquer tout d'abord par son diamètre plus considérable.

Tout le champ de la coupe n'est plus occupé par de la substance contractile. Celle-ci occupe seulement la périphérie sur une épaisseur un peu variable d'une colonne à l'autre. La substance contractile a la même constitution que dans la colonne décrite précédemment, le caractère essentiel c'est qu'ici la striation n'envahit pas le centre de la colonne, où il existe un espace d'étendue et de forme variable, occupé par la substance axiale qui est la même que la substance interfibrillaire que nous avons vue plus haut (pl. XIII, fig. 48, *C*, *D*, *E*).

Substance intercolumnaire. — La masse principale en est formée par une substance finement granulée dans laquelle nous trouvons éparpillés des noyaux en nombre très variable, suivant les régions que l'on examine. Il faut distinguer des noyaux de deux espèces, les uns plus petits, les autres plus grands. Les petits noyaux sont de loin les plus nombreux. Ils ont une forme généralement arrondie, à contours plus ou moins irréguliers, ils se colorent assez énergiquement dans les différentes matières tinctoriales, ils renferment un ou deux corpuscules nucléoliformes très apparents, d'autre fois ils sont remplis d'un nombre assez considérable de corpuscules fortement colorés. Ces noyaux sont éparpillés partout dans la substance intercolumnaire, tantôt distancés les uns des autres, tantôt, au contraire, réunis en groupe.

Les grands noyaux se trouvent d'une manière assez constante au voisinage des colonnes musculaires, ils semblent avoir une affinité moins grande pour les matières colorantes ; ils renferment généralement deux ou trois corpuscules nucléoliformes et l'on y distingue parfois assez nettement un réticulum chromatique. Ils paraissent être plus particulièrement en rapport avec les éléments musculaires, ils se trouvent le plus souvent au voisinage des colonnes, ils ont une forme ovalaire, leur grand axe étant parallèle à l'axe longitudinal des colonnes. A la coupe transversale, ces noyaux ont une forme arrondie ou irrégulièrement bosselée. Ce sont ces noyaux que nous avons trouvés accolés à certains éléments musculaires isolés et c'est ce qui a amené *Schwalbe, Hermann Ude* et d'autres à considérer les éléments musculaires du Lombric comme possédant chacun son noyau, comme ayant, par conséquent, chacun la valeur morphologique d'une cellule.

Le nombre de ces noyaux est réellement trop restreint relativement au nombre d'éléments musculaires pour qu'il soit possible d'admettre l'existence d'un semblable noyau pour chacun de ces éléments. Et si, étant donnée la place qu'ils occupent, ces noyaux ont réellement des liens avec les colonnes musculaires, ce ne peuvent être que des liens ontogéniques, c'est-à-dire que ces noyaux appartiennent à des cellules spéciales qui, par différenciation de leur protoplasme, ont donné naissance, non pas chacune à un élément, mais chacune à un certain nombre d'éléments musculaires. Dans l'organisme complètement développé, tel que nous l'envisageons dans ce travail, il est évident que ces noyaux appartiennent, tout comme les petits noyaux que nous avons vus plus haut, à la substance intercolumnaire.

La nécessité de nouvelles recherches embryologiques à ce sujet se fait sentir, et si les choses se passent chez le Lombric comme elles se passent chez le *Polygordius*, d'après les recherches de M. *J. Fraipont* (1), l'hypothèse que je viens d'émettre n'est pas sans fondement.

En effet, chez le *Polygordius*, une même cellule dans le sens transversal participe à l'édification de plusieurs éléments musculaires, tandis que dans le sens longitudinal plusieurs cellules interviennent dans l'édification d'un même élément musculaire.

Dans la substance intercolumnaire du Lombric, il n'est pas possible, par n'importe quelle méthode, de faire apparaître des limites cellulaires; nous avons affaire ici à un stroma granuleux résultant de la fusion du protoplasme d'une quantité de cellules primitivement individualisées dans laquelle il n'est plus possible chez l'adulte de distinguer les limites des territoires cellulaires, mais dans laquelle nous trouvons une quantité de noyaux qui sont les indices de la composition primitivement cellulaire de cette substance intercolumnaire.

Cette substance est plus ou moins abondante, suivant la région que l'on étudie; et l'on peut dire, jusqu'à un certain point, que son développement est en sens inverse de celui des éléments musculaires. Quand ceux-ci sont serrés les uns contre les autres, comme c'est le cas lorsque ces éléments sont disposés en séries radiaires, la substance intercolumnaire est réduite à des lamelles séparant entre elles les colonnes constitutives des séries, et entre deux séries voisines il existe une lame plus épaisse de ce stroma granuleux multinucléé (pl. XIII, fig. 42 et 43).

---

(1) *Faune et flore du golfe de Naples*, loc. cit.

Quand les éléments musculaires sont, au contraire, espacés les uns des autres ou répartis en groupes, la substance devient très abondante et prend l'apparence d'un véritable tissu conjonctif, on y trouve des espaces clairs qui ne sont autres que des trouées dans lesquelles circule la lymphe, en d'autres termes, des espaces plasmatiques (pl. XIII, fig. 46).

On rencontre beaucoup de vaisseaux sanguins dans la couche des muscles circulaires; tous sont délimités par une enveloppe endothéliale dans laquelle on rencontre des noyaux aplatis. Ces vaisseaux présentent sur les coupes des formes très variées, arrondies, ovalaires, etc., suivant l'incidence sous laquelle ils ont été rencontrés par le rasoir.

On trouve également des nerfs sur lesquels j'espère pouvoir revenir plus tard.

Nous remarquerons cependant dès à présent des filets nerveux particuliers qui, venant d'un tronc très volumineux siégeant à la limite entre les deux couches musculaires, se dirigent à peu près perpendiculairement à celui-ci et s'en vont aboutir au voisinage de l'hypoderme (pl. XIV, fig. 54).

C'est dans la couche musculaire circulaire que nous trouvons le pigment brun, noirâtre, dont il a été question dans l'étude de la cuticule. Il est réparti en plus grande abondance du côté du dos et particulièrement dans le tiers antérieur du corps. Sur les coupes faites de préférence dans les régions où le pigment est abondant, on le trouve réparti très irrégulièrement entre les colonnes musculaires sous forme de traînées noires de granulations pigmentaires. Quelquefois on trouve des accumulations de pigment affectant une forme étoilée et au centre desquelles on distingue, quoique rarement, un noyau, ce qui semble démontrer que ce pigment ne se trouve cependant pas distribué irrégulièrement dans la couche, mais que ce pigment se développe dans certaines cellules particulières sans que cependant le territoire de ces cellules soit resté individualisé. Dans les deux tiers postérieurs du corps on ne trouve le plus souvent ce pigment qu'au voisinage de la ligne médiodorsale.

La plus ou moins grande abondance de ce pigment semble varier assez notablement d'un individu à l'autre et même chez un individu déterminé d'un moment de la vie à l'autre.

Ainsi, il est à remarquer que des individus conservés en vie pendant quelques jours dans une pâte de papier-filtre semblent perdre presque complètement leur coloration foncée et deviennent d'un blanc opalescent; chez des individus conservés dans le marc de café, au contraire, le pigment semble se développer en plus grande abondance.

C'est là un fait qui ne manque pas d'intérêt et qui mériterait d'être examiné de plus près. Ce changement de couleur est-il comparable à celui qu'on observe chez le Protée qui, de blanc qu'il est dans l'obscurité, devient de couleur foncée quand on l'expose à la lumière, ou est-il comparable à celui qu'on observe chez certains poissons qui prennent la coloration du fond de l'eau; c'est une question à laquelle on ne peut répondre dans l'état actuel de nos connaissances.

b) *Muscles longitudinaux.* — Au-dessous de la couche des muscles circulaires se trouve une couche de muscles longitudinaux, cette couche est beaucoup plus épaisse. Elle est plus développée du côté ventral qu'à la face dorsale. Alors que les muscles circulaires forment pour ainsi dire une couche continue, il n'en est pas de même pour les muscles longitudinaux.

Dans cette couche, il y a une subdivision nette en plusieurs parties que l'on peut désigner sous le nom de champs musculaires longitudinaux et qui sont les uns plus développés que les autres. Le plus étendu de ces champs se trouve du côté du dos; il occupe tout l'espace compris entre les deux groupes latéraux de soies; c'est le *champ dorsal.* Après lui, le plus développé est le *champ ventral,* qui s'étend d'un groupe de soies ventrales à l'autre. Puis il existe deux *champs latéraux,* situés à droite et à gauche entre les deux groupes de soies. Ensuite nous trouvons quatre champs beaucoup moins développés et situés entre les deux soies de chaque groupe, ce sont les *champs intersétaux*. En fait, on peut distinguer encore aux extrémités droite et gauche du champ ventral une partie distincte que nous appellerons les *champs accessoires* et résultant de ce que les troncs nerveux venant de la chaîne ganglionnaire ventrale pour pénétrer dans la paroi du corps passent entre ces champs accessoires et le champ ventral principal (pl. XIV, fig. 52).

Le champ dorsal a son épaisseur minimum sur la ligne médio-dorsale, où il se trouve interrompu au niveau des pores dorsaux ; à partir de la ligne médio-dorsale la couche musculaire longitudinale va s'épaississant insensiblement jusqu'à ses extrémités droite et gauche, où elle se termine par une ligne courbe à convexité dirigée du côté des soies latérales.

Le champ ventral est le plus développé de tous en épaisseur ; c'est pour cette raison que par suite de la contraction de cette partie de la couche les individus placés dans l'alcool tendent toujours à s'enrouler en s'incurvant du côté de la face ventrale.

La couche musculaire longitudinale est limitée extérieurement par les muscles circulaires dont elle n'est séparée que par une couche plus ou moins abondante de tissu conjonctif. Vers l'intérieur, elle est limitée par la membrane péritonéale qui tapisse la cavité du corps.

Les éléments musculaires présentent dans cette couche une disposition toute particulière et d'une régularité vraiment remarquable en certains endroits. Cette disposition occasionna de la part de *Lankester* une singulière méprise. Voici comment cet anatomiste a décrit cette couche :

“ Dans la cuticule du Ver de terre il existe un système de très petits canaux dont il a été brièvement question en traitant du système tégumentaire et qui peut être décrit, soit à propos du mécanisme de la respiration, soit ici, si nous signalons ces conduits comme des pores excréteurs... Au-dessous de l'épiderme mince et sans structure on voit un tissu quelque peu fibreux, mais plus ou moins homogène, dans lequel est creusé tout un système de canaux d'une extrême finesse, quoique suffisants pour établir une facile communication entre le fluide périviscéral et l'extérieur. Ces canaux se ramifient tout à fait de la même façon que les canaux interstitiels de l'ivoire des dents et présentent une grande ressemblance de forme et de disposition avec les canalicules dentaires.

„ Il est difficile de décider si leur communication avec l'extérieur s'établit par l'intermédiaire des pores de la cuticule ou par osmose. Il est hors de doute qu'à travers ces petits canaux que l'on retrouve dans toute l'étendue des segments du Ver de terre, l'eau arrive dans la cavité périviscérale et qu'il en sort un fluide plus dense, quoiqu'il semble que les glandes sétigères, que j'ai brièvement signalées dans la première partie de ce travail, sécrètent aussi un fluide de grande densité que le docteur *Williams* a trouvé très avide d'oxygène, propriété qu'il est naturel d'attribuer à la sécrétion muqueuse, mais qu'il m'a été impossible de constater nettement. „

Toute cette théorie de *Ray Lankester* repose sur une interprétation erronée des apparences qu'il a vues dans son microscope ; la couche des muscles circulaires a échappé à *Ray Lankester*, qui en fait sa couche pigmentaire.

Claparède, en 1869, dans ses recherches histologiques sur le Ver de terre, donna une description assez détaillée de cette couche musculaire, et c'est elle qui a été confirmée par tous les auteurs jusqu'en 1886, où *Hermann Ude* exprime encore une nouvelle manière de voir.

Voici la description de *Claparède :*

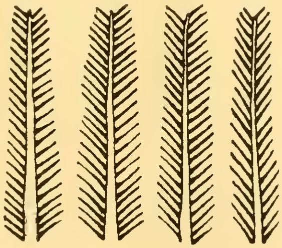
“ Dans chaque champ musculaire on trouve une série de rubans musculaires dont la plupart ont presque la longueur de tout le corps. Chaque ruban, nous dit-il, est plutôt un ruban qu'un faisceau. La constitution de ces rubans apparaît nettement sur des coupes transversales du Ver. Ils ont la forme de plumes. L'axe de la plume est représenté par une lamelle dirigée perpendiculairement à la surface du corps, les barbes de la plume sont représentées par des lamelles musculaires obliquement placées à droite et à gauche sur la lamelle centrale. Chaque lamelle musculaire est très longue, son bord interne est fixé à la lamelle centrale, son bord externe reste libre. *Claparède* trouva des vaisseaux sanguins et des muscles courant dans l'épaisseur de la lamelle centrale, et c'est ce qui le porta à décrire ces rubans musculaires comme constitués de deux moitiés symétriques, la lamelle centrale pouvant se dédoubler en deux parties dont chacune porte une série de lamelles latérales. „

Hermann Ude nous dit qu'au voisinage des muscles circulaires, les lamelles latérales ne quittent pas la lamelle centrale, mais forment une courbe, comme la lamelle elle-même, pour aller se continuer avec la série de lamelles portées par la lamelle centrale voisine. Une image tout à fait semblable apparaîtrait du côté de la cavité du corps.

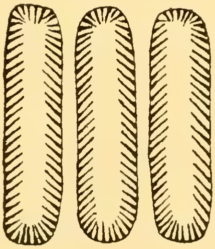
Notamment sur des coupes transversales d'individus tués par l'eau bouillante et durcis par le liquide de Kleinenberg, il décrit aussi une courbe semblable des lamelles latérales, de sorte que pour *Hermann Ude* ces lamelles latérales, situées entre deux lamelles centrales de Claparède, forment une série fermée de bandelettes musculaires. Ce ne sont plus les lamelles divergentes vers la cavité du corps (*Claparède*), mais les lamelles convergentes vers cette cavité, qui constituent dans leur ensemble un ruban musculaire. Dès lors, le nom de lamelle centrale n'a plus de raison d'être, car la lamelle dont il s'agit délimite maintenant extérieurement le ruban musculaire en lui constituant une membrane.

Voici deux schémas, l'un d'après *Claparède :* I, l'autre d'après *Ude :* II.

I



II



Disposition des éléments musculaires de la couche longitudinale. — L'arrangement de ces éléments, avons-nous vu plus haut, est réellement en certains endroits d'une régularité vraiment étonnante, et cet aspect nous porterait à admettre *a priori*, avec les auteurs qui se sont jusqu'ici occupés de cette question, que ces éléments, pour être si régulièrement arrangés, sont fixés sur quelque membrane anhiste et transparente, ne prenant pas de matière colorante, que cette membrane soit la membrane centrale de *Claparède* ou la membrane enveloppante de *Hermann Ude*.

En réalité il n'existe ici aucune sorte de membrane, et la disposition des éléments musculaires de la couche longitudinale, pour être plus régulière, n'en est pas moins au fond identique à ce que nous avons décrit pour la couche des muscles circulaires.

La disposition des colonnes musculaires en séries radiaires par rapport à l'axe du corps est parfois d'une régularité excessive dans la couche longitudinale ; mais ce n'est, en somme, qu'une exagération de ce que nous avons vu dans les muscles circulaires, notamment au voisinage des soies. (Comparer, à ce sujet, les figures 42 et 43, planche XIII.)

Voici quelques raisons d'admettre cette analogie de structure dans les deux couches musculaires : la première, c'est que jamais, avec certitude, je n'ai pu observer l'existence de semblables membranes dans la couche longitudinale pas plus que dans la couche circulaire ; j'ai traité des individus par le procédé de *Ude*, eau bouillante et liquide de Kleinenberg, et je n'ai pas su confirmer sa manière de voir ; il faut d'ailleurs admettre que ce procédé de l'eau bouillante employé pour tuer les Lombrics doit nécessairement avoir de graves inconvénients, car il se produit certes par là des coagulations et contractions qui peuvent, sur les coupes pratiquées ultérieurement, donner des apparences fort trompeuses.

Ce qui tend à prouver que ces membranes enveloppantes de *Ude* ou ces lamelles centrales de *Claparède* n'existent pas, c'est que l'on trouve des muscles radiaires, surtout au niveau des dissépiments, qui traversent la couche des muscles longitudinaux en passant ou bien dans l'axe des caissons de *Ude* ou dans la lamelle centrale de Claparède, puis on trouve des muscles passant obliquement à travers toute une série de rubans musculaires (pl. XIV, fig. 55); ceci est notamment le cas dans une région déterminée du corps où nous trouvons ce que nous avons appelé des muscles arciformes (pl. XII, fig. 38).

Pour les vaisseaux sanguins les mêmes faits se présentent : il en est qui courent entre les séries de lamelles musculaires, aussi bien dans les caissons de *Ude* que dans les lamelles centrales de *Claparède*, et nous en trouvons aussi courant obliquement à travers un, deux ou plusieurs rubans musculaires (pl. XIV, fig. 54).

S'il existait donc de véritables lamelles centrales ou extérieures sur lesquelles seraient portées les lamelles des rubans musculaires, ces lamelles centrales ou ces membranes enveloppantes présenteraient des solutions de continuité au niveau de tous ces muscles et de tous ces vaisseaux sanguins dont nous venons de parler.

Ensuite, ces séries radiaires de colonnes musculaires ne sont pas constituées en tout temps par une seule rangée d'éléments, comme cela paraît ressortir des figures de *Claparède* et de *Ude;* mais nous trouvons souvent des séries formées par un nombre très considérable de colonnes musculaires, disposées dans différentes directions et présentant à la coupe les formes les plus variées, qui ne peuvent absolument pas être fixées sur une lamelle, que celle-ci soit centrale ou externe ; ceci a lieu notamment au niveau et au voisinage des sillons intersegmentaires (pl. XIII, fig. 42).

Vers le milieu des segments, surtout dans la région moyenne et postérieure du corps, nous trouvons réellement des séries de lamelles musculaires ayant un aspect rappelant singulièrement les figures de *Claparède;* ces lamelles ont réellement une direction générale oblique vers l'intérieur du corps et leur coupe est souvent aplatie ; mais, même dans ce cas, un examen attentif nous montre avec évidence que ces lamelles ne peuvent pas être toutes fixées sur une membrane.

La constitution de cette couche est au fond la même que celle de la couche circulaire; tous les éléments musculaires sont empâtés dans un stroma granuleux, et lorsque la disposition des lamelles ou colonnes musculaires devient régulière, lorsque les séries radiaires apparaissent, c'est que la substance intercolumnaire se trouve accumulée également dans certaines zones radiaires, alternant avec les séries de colonnes musculaires. Cette substance intercolumnaire s'étend aussi partout entre les lamelles musculaires, et lorsque ces lamelles sont serrées les unes contre les autres, la substance granulée se réduit en ces endroits à de minces travées séparant les lamelles les unes des autres. Quand les éléments musculaires sont réunis par groupes, comme cela se présente en certains endroits, notamment aux extrémités du corps, nous retrouvons ce que nous avons vu à propos de la couche circulaire : ces groupes de colonnes musculaires sont entourés de toutes parts par de la substance granuleuse multinucléée plus ou moins abondante, ayant l'aspect d'un véritable tissu conjonctif, et de la surface de chaque groupe d'éléments musculaires partent des travées de substance unissant entre elles les différentes colonnes entrant dans la constitution du groupe considéré.

La structure intime des colonnes musculaires de cette couche est identique à celle des colonnes circulaires. On peut dire en général que les éléments musculaires de la couche longitudinale sont moins épais que ceux de la couche circulaire. Ils sont plus développés au voisinage des muscles circulaires que du côté de la cavité du corps.

Nous avons vu que le diamètre des éléments musculaires de la couche circulaire augmente assez régulièrement de la surface vers la profondeur; dans la couche longitudinale cela se présente en sens inverse, c'est-à-dire que les colonnes musculaires les plus volumineuses se trouvent en dehors, au voisinage des muscles circulaires.

La coupe transversale des colonnes musculaires longitudinales présente la double striation caractéristique que nous avons décrite à propos de la couche circulaire. Cette striation offre ici les mêmes caractères. Dans les éléments assez volumineux du voisinage des muscles circulaires, nous retrouvons au centre des éléments l'espace clair répondant à la substance axiale et à la périphérie, une double striation toujours plus apparente dans une direction que dans l'autre. Dans les éléments moins développés, qui ont le plus souvent dans cette couche une forme aplatie, la striation envahit tout le champ de la coupe transversale de la colonne, la substance contractile s'est développée dans toute l'épaisseur de ces éléments et la striation la plus apparente est toujours celle qui répond au plus petit diamètre. A la coupe transversale d'une de ces colonnes rubanées nous pouvons distinguer deux faces aplaties et deux bords arrondis, et la striation la plus apparente sera toujours celle qui unit une face à l'autre (pl. XIII, fig. 48, *F*).

En coupe longitudinale nous retrouvons encore la même constitution, et nous ne ferions que répéter dans leur description ce que nous avons dit à propos des éléments de la couche circulaire.

Il en est de même pour ce qui regarde les éléments isolés de cette couche ; ce sont des éléments fusiformes souvent aplatis, terminés à leurs extrémités par des pointes plus ou moins effilées et possédant une striation longitudinale très nette.

La substance intercolumnaire présente également les caractères que nous avons appris à lui connaître dans la couche musculaire circulaire : elle est finement granulée et renferme deux sortes de noyaux, les uns plus petits et disséminés irrégulièrement dans la couche, les autres plus grands, mais beaucoup moins nombreux, semblant être plus particulièrement en rapport avec les éléments musculaires. Mais, je le répète, ces noyaux sont réellement trop peu nombreux pour que l'on puisse admettre la présence de semblable noyau près de chaque colonne musculaire.

Dans cette couche le pigment fait complètement défaut, si ce n'est à la partie antérieure du corps, là où la coloration du Ver est la plus marquée. En cet endroit, comme *Claparède* l'a déjà fait remarquer, le pigment n'est pas limité à la couche circulaire, mais sur la ligne médio-dorsale, et un peu à droite et à gauche ce pigment s'avance jusqu'à une certaine profondeur dans la couche des muscles longitudinaux.

Dans cette couche, nous trouvons une quantité de vaisseaux sanguins présentant tous une paroi endothéliale ; ces vaisseaux peuvent traverser la couche dans toutes les directions imaginables, mais nous les trouvons principalement dans les zones où le tissu conjonctif est abondant, c'est-à-dire que lorsque les éléments musculaires sont disposés régulièrement en séries, nous trouvons généralement les vaisseaux sanguins entre les séries de colonnes musculaires. Dans les endroits où les colonnes musculaires sont réparties en groupes plus ou moins considérables, les vaisseaux sanguins cheminent entre ces groupes dans toutes les directions ; cependant n'oublions pas que, même lorsque les muscles ont une disposition tout à fait régulière, nous pouvons avoir des vaisseaux traversant obliquement une ou plusieurs séries musculaires.

Les vaisseaux sanguins sont très abondants au voisinage de ce que l'on désigne sous le nom de membrane péritonéale (pl. XIII, fig. 42 et 43).

Quant à la distribution des nerfs dans cette couche, j'espère pouvoir en parler à propos du système nerveux périphérique ; il faut employer pour cette étude des méthodes histologiques spéciales, car sur les coupes utilisées pour l'étude des couches musculaires il est impossible d'étudier les éléments nerveux.

Aux extrémités du corps cette couche se comporte comme je l'ai représentée pl. XIII, figure 40. Nous voyons qu'à partir du 3e ou 4e segment, les éléments musculaires longitudinaux ne forment plus une couche si uniforme que dans le reste du corps ; mais les colonnes musculaires quittent cette couche par groupes qui vont en s'atténuant progressivement s'enfoncer dans la couche des muscles circulaires et se terminer le plus souvent au voisinage de l'hypoderme des extrémités du corps.

En somme, cette couche musculaire longitudinale présente la même constitution que la couche des muscles circulaires. La différence essentielle est évidemment la direction des éléments, mais, à part cela, on ne peut donner d'autre définition pour cette couche que pour la couche circulaire. Si nous faisons abstraction de la disposition généralement plus régulière des colonnes musculaires longitudinales, nous pouvons définir les deux couches de la même manière, en disant que ce sont des formations constituées d'un stroma formé de protoplasme granuleux tenant en suspension une quantité de noyaux de deux espèces, mais dans lequel on ne retrouve aucune délimitation de cellules. Des éléments musculaires sont distribués irrégulièrement dans ce stroma ou bien affectent une répartition plus régulière en se rassemblant par groupes plus ou moins nombreux ou en se disposant en séries radiaires qui, dans la couche longitudinale, peuvent affecter une régularité vraiment étonnante. Dans ce stroma, entre les colonnes musculaires, cheminent des vaisseaux sanguins et des nerfs, et l'on trouve, lorsque le tissu conjonctif est abondant, de vrais espaces plasmatiques. Dans la couche circulaire il se développe surtout en certains endroits un pigment qui peut envahir aussi la couche longitudinale lorsqu'il devient très abondant, comme cela se présente presque toujours à la face dorsale de la partie antérieure du corps.

Les éléments musculaires de ces deux couches sont identiques. Ce sont des faisceaux de fibrilles musculaires en tout comparables à ce que *Kölliker* a désigné sous le nom de colonnes musculaires dans un muscle strié de Vertébré, et c'est pourquoi j'ai proposé, dans le courant de ce travail, de désigner les éléments musculaires du Lombric sous le nom de *colonnes musculaires*.

c) *Muscles arciformes.* — Ces muscles ne se rencontrent que dans une région déterminée de la paroi du corps, du 15^{e} anneau antérieur au 37^{e}, c'est-à-dire depuis les orifices sexuels mâles jusqu'à l'extrémité postérieure de la ceinture.

Ils se rencontrent à droite et à gauche dans cette partie qui correspond aux *champs latéraux* de la couche musculaire longitudinale, en d'autres termes dans la région comprise de chaque côté de la ligne médiane entre les soies dorsales et les soies ventrales.

Ces muscles décrivent une courbe à convexité dirigée vers la cavité du corps ; ils sont groupés en faisceaux plus ou moins volumineux qui, en partant du voisinage de l'hypoderme un peu en dessous du groupe de soies dorsales, traversent la couche de muscles circulaires, courent très obliquement à travers un grand nombre de séries musculaires longitudinales, en décrivant une courbe à très grand rayon, et rentrent ensuite dans la couche musculaire circulaire, pour aller se terminer près de l'hypoderme au voisinage du groupe de soies ventrales (pl. XII, fig. 38).

C'est donc dans la concavité délimitée par ces muscles que nous trouvons ce que nous avons appelé les *bourrelets du sillon génital*, qui s'étendent du 15ᵉ au 36ᵉ segment inclus.

Le rôle que jouent ces muscles est naturellement d'accentuer par leur contraction ces bourrelets du sillon, et de cette façon ils amènent, à la face ventrale du Ver, la formation d'une large gouttière.

Lors de l'accouplement, deux individus s'accolent par leur face ventrale, de telle façon que les bourrelets de l'un s'appliquent sur les bourrelets de l'autre, et la gouttière qui règne dans cette région à la face ventrale de l'un des animaux accouplés constitue, avec la gouttière de son compagnon, un canal à travers lequel peut couler le sperme.

d) *Muscles des soies et follicules sétigères.* — Chez le Lombric, chaque anneau porte, en règle générale, huit soies. Il n'y a d'exception que pour le segment céphalique et ordinairement pour le segment postérieur du corps.

Williams écrit que les soies locomotrices ne commencent qu'au 14ᵉ anneau, et comme explication de ce fait complètement erroné il ajoute que les soies, si elles existaient sur les anneaux antérieurs, gêneraient la tête dans les mouvements qu'elle est obligée de faire pour fuir la terre. Cette explication n'a pas de raison d'être, car nous verons que l'animal peut retirer complètement les soies dans l'intérieur des téguments, et dès lors il n'y a plus de gêne possible pour les mouvements en question.

D'Udekem nie l'existence de soies sur les segments portant les orifices génitaux et de même sur les anneaux de la ceinture ; cela n'est pas exact non plus, et s'il arrive que l'on ne retrouve pas les soies ou une partie d'elles sur ces anneaux, ce n'est là qu'un fait accidentel qui peut se présenter partout ailleurs.

Les soies du Lombric sont réparties sur chaque anneau en quatre groupes de deux ; de ces quatre groupes, deux sont situés sur les bords de la face ventrale : *groupes ventraux*, les deux autres se trouvent sur les flancs de l'animal, assez rapprochés de la face dorsale : *groupes dorsaux* ou plutôt *dorso-latéraux.*

Les soies ont une couleur jaune pâle et sont de nature chitineuse. Sous des grossissements suffisants, on leur distingue une striation longitudinale qui est surtout très apparente dans les vieilles soies, usées, qui ont cessé de fonctionner. Ces soies usées tombent dans la cavité du corps où on les retrouve, surtout dans la partie postérieure. Elles s'y rencontrent en nombre quelquefois considérable dans les masses ovoïdes ou arrondies, très granuleuses, qui sont probablement un produit de dégénérescence des anciens follicules.

Ces soies, dis-je, se retrouvent surtout dans les segments postérieurs ; il faut en conclure qu'une fois tombées dans la cavité du corps, fût-ce même dans la partie antérieure, ces soies sont entraînées par les liquides circulant dans la cavité périviscérale et arrivent ainsi à l'extrémité postérieure du corps, en passant dans la solution de continuité que présentent les dissépiments ou cloisons intersegmentaires du côté de la face ventrale.

Toutes les soies ne présentent pas la même forme. Ce fait a été signalé en premier lieu par *Ew. Hering.*

La grande majorité des soies ont une forme d'S très allongé, plus ou moins renflé dans sa partie moyenne (pl. XI, fig. 5) ; les deux extrémités sont terminées en pointe obtuse, celle qui est dirigée vers l'extérieur est généralement plus pointue que celle qui est engagée dans les téguments. La partie interne a toujours une coloration plus pâle que l'extrémité distale.

Des soies particulières furent signalées par *Ew. Hering* sur les anneaux 10 et 15, sur le 26e et enfin dans l'étendue de la ceinture ; ces faits sont complètement exacts ; seulement, comme *Hering* le fait d'ailleurs remarquer, cette localisation n'est pas tout à fait sans exception pour le 15e segment, où l'on peut trouver des soies ordinaires, alors que les soies modifiées se trouvent sur un des segments voisins. La forme de ces soies est bien différente de celle des autres soies. Elles sont plus minces et ont une longueur double, elles sont beaucoup plus droites et l'épaississement médian fait complètement défaut. Leur partie proximale est plus effilée que l'extrémité distale et elles sont entourées dans leur partie interne par une masse glandulaire.

Ces soies sont presque toujours cachées, en ce sens qu'elles restent retirées dans les téguments, alors même que toutes les soies locomotrices proprement dites proéminent fortement à l'extérieur. C'est peut-être ce fait qui a conduit *d'Udekem* à nier l'existence de soies dans l'étendue de la ceinture. Ces soies jouent très probablement un rôle dans la copulation, mais c'est encore là un point à éclaircir par des observations particulières.

Examinons maintenant comment se comportent les différentes couches de la paroi du corps au niveau des soies ; quelles sont les parties qui entrent dans la constitution de ce que l'on désigne sous le nom de follicules sétigères et comment se comportent les muscles qui président aux mouvements des soies.

La cuticule au niveau des soies s'invagine vers l'intérieur du corps pour constituer à chaque soie une sorte de fourreau (pl. XI, fig. 5). Ces invaginations de la cuticule s'enlèvent avec celle-ci, et l'on trouve souvent des soies restées engagées dans leur gaine cuticulaire. On distingue très nettement cette gaine autour de la soie, jusqu'à une certaine distance du renflement qui se trouve vers le milieu de la soie, mais il est très difficile de suivre cette gaine plus loin vers l'extrémité proximale de la soie. Lorsque les gaines sont arrachées avec la cuticule sans que les soies y restent engagées, elles se brisent toujours, sans exception, à une certaine profondeur, et en ne se basant que sur les deux observations on croirait que l'invagination de la cuticule ne va pas plus loin ; il est cependant éminemment probable qu'il faut considérer les soies comme revêtues dans toute leur étendue par une gaine cuticulaire ; mais cette gaine devient tellement mince, à partir d'un certain point situé vers le milieu des soies, qu'on ne peut plus la suivre ; elle se confond à un moment donné avec la soie qui doit elle-même être considérée comme une production cuticulaire.

L'hypoderme, dans le voisinage des soies, se distingue tout d'abord en ce qu'il ne renferme pas de glandes au pourtour immédiat de la soie ; il s'invagine vers l'intérieur en suivant l'inflexion de la cuticule. Les cellules hypodermiques ne forment bientôt plus qu'une assise de cellules cylindriques ou prismatiques, et elles deviennent de moins en moins élevées à mesure que l'on considère un point plus éloigné de la surface du corps. Elles sont bientôt cuboïdes (pl. XII, fig. 28), puis leur diamètre transversal l'emporte sur le diamètre longitudinal et elles finissent par s'aplatir fortement en s'appliquant intimement sur l'extrémité interne de la soie. Sur des coupes tangentielles on trouvera, près de la surface du corps : la coupe de la soie au milieu, puis une enveloppe formée par la cuticule et enfin une zone hypodermique constituée par un nombre assez considérable de cellules. A mesure que la série de coupes progresse vers la profondeur, le nombre des cellules hypodermiques diminue considérablement, pour se réduire près de l'extrémité interne de la soie à deux ou trois cellules aplaties ayant à la coupe une forme concave-convexe, leur concavité se moulant sur la soie (pl. XIV, fig. 56). En cet endroit la cuticule, qui formait près de la surface du corps un anneau distinct autour de la soie, ne se retrouve plus comme formation spéciale ; elle fait ici corps avec la soie proprement dite, et les cellules hypodermiques sont immédiatement appliquées contre la soie.

La couche musculaire circulaire se comporte comme nous l'avons dit précédemment ; les colonnes musculaires s'écartent simplement, de manière à délimiter une fente en forme de boutonnière, livrant passage à la soie avec son revêtement hypodermique (pl. XII, fig. 28).

Quant aux muscles longitudinaux, ils n'existent pas au niveau des soies; nous avons vu que la couche musculaire longitudinale est subdivisée en champs et que les limites de ces champs sont précisément les places occupées par les soies. Entre les deux soies d'un même groupe il existe un petit champ de muscles longitudinaux, formé de quelques séries de colonnes musculaires, que nous avons désigné sous le nom de champ *intersétal* (pl. XIV, fig. 56).

La membrane péritonéale recouvre intérieurement le follicule sétigère et ses dépendances, et entre le revêtement épidermique de la soie et la membrane péritonéale nous trouvons une masse formée de tissu conjonctif, multinucléée, traversée par une quantité d'éléments musculaires.

Cette masse proémine dans la cavité du corps sous forme d'une éminence conique à pointe plus ou moins obtuse. Généralement une seule de ces éminences existe pour un groupe de soies, quelquefois cependant il règne au sommet interne de l'éminence une échancrure plus ou moins profonde, et il existe dès lors une sorte de papille conique pour chaque soie. Les deux cas sont représentés dans la figure 53, planche XIV.

C'est dans cette masse conjonctive que l'on distingue presque toujours des jeunes soies à différents stades de développement, destinées à remplacer les soies usées, tombées dans la cavité du corps. On y trouve également des vaisseaux sanguins.

Un follicule sétigère est donc constitué, en allant de dehors en dedans, par :

1° La soie proprement dite;

2° Un revêtement cuticulaire distinct jusqu'à une certaine profondeur, se confondant avec la soie dans sa partie interne;

3° Une couche hypodermique constituée de cellules protoplasmiques avec noyaux; ces cellules s'aplatissent de plus en plus à mesure qu'on s'approche de l'extrémité proximale de la soie.

Ensuite, comme se rattachant au follicule :

4° Une masse conjonctive avec beaucoup de noyaux, richement vascularisée, traversée par une multitude d'éléments musculaires qui président aux mouvements de la soie, et, enfin,

5° Un revêtement péritonéal.

Muscles des soies. — Nous devons distinguer deux catégories de muscles présidant aux mouvements des soies, les uns ayant pour fonction de faire proéminer la soie au dehors ou de lui imprimer des mouvements dans tous les sens, les autres ayant pour fonction principale de retirer la soie dans l'épaisseur des téguments.

Les premiers ont été décrits par tous les auteurs avec plus ou moins d'exactitude, les seconds semblent avoir échappé à beaucoup d'investigations, car *Claparède*, par exemple, ne les décrit pas, et *Perrier*, en parlant de la faculté qu'ont les Lombrics de retirer les soies dans l'épaisseur des téguments, nous dit que " les muscles des soies sont incapables de faire rentrer celles-ci à l'intérieur du corps, mouvement que le Lombric exécute souvent et dont aucun auteur jusqu'ici n'a donné l'explication „.

Les muscles servant à faire sortir les soies et présidant aux mouvements d'oscillation dans tous les sens s'insèrent tous à l'extrémité interne du revêtement hypodermique de la soie ou près de cette extrémité. A partir de ces points ils vont s'irradiant dans tous les sens, passent dans les interruptions longitudinales que nous avons trouvées dans la couche des muscles longitudinaux et pénètrent ensuite dans la couche des muscles circulaires (pl. XIV, fig. 53).

On peut obtenir des vues générales très satisfaisantes de la disposition générale des muscles des soies en procédant comme suit : on tue un Lombric par la méthode du curare, puis on le durcit par le liquide de Flemming; quand les tissus sont bien fixés, on traite par les alcools successifs.

Ensuite on prend vers le milieu du corps un morceau d'un centimètre de long, et d'un coup de rasoir on enlève de ce morceau cette partie de la paroi du corps dans laquelle se trouvent implantées les deux séries de soies d'un même côté, c'est-à-dire qu'on enlève la partie droite ou la partie gauche qui s'étend depuis la ligne médio-ventrale jusque immédiatement au-dessus des groupes de soies dorso-latérales.

On traite ce lambeau détaché par l'alcool absolu, puis on éclaircit longtemps à l'essence de clou de girofle. On place l'objet sur une lame de verre et l'on ajoute une quantité suffisante de baume ; on le recouvre d'une lamelle, après avoir eu soin de placer de chaque côté de l'objet un petit morceau de liège de même épaisseur environ, afin d'éviter l'écrasement.

On place l'objet de telle façon que la face interne de la paroi du corps soit tournée vers l'observateur. Les tissus prennent dans le liquide de Flemming une coloration jaunâtre, permettant cependant d'étudier la disposition des muscles des soies par transparence, chose impossible sur le frais ou sur des tissus traités par des matières colorantes proprement dites.

Nous obtiendrons de la sorte une image comme celle représentée planche XIV, figure 53. Cette figure représente l'étendue de deux segments d'une semblable préparation. Nous y trouvons quatre groupes de soies. Deux de ces groupes comprennent chacun deux grandes soies en activité (*s. f.*), les deux autres ne renferment plus qu'une de ces grandes soies, leur congénère étant usée, tombée dans la cavité du corps. De plus, nous trouvons au voisinage de chaque groupe, du côté de la cavité du corps, des soies nouvelles en voie de développement (*j. s.*), à des stades très différents de leur accroissement, destinées à remplacer les vieilles soies hors de service.

Les muscles dont nous nous occupons pour le moment partent d'un point unique ou de deux points différents, suivant que l'éminence qui répond au groupe considéré se termine du côté de la cavité du corps par une saillie unique ou par deux saillies coniques séparées par une échancrure.

Tous ces muscles s'irradient à partir de ce ou de ces points et se dirigent dans tous les sens, surtout en avant et en arrière ; ils sont toujours rassemblés par faisceaux plus ou moins considérables, passent dans les interruptions de la couche musculaire longitudinale et pénètrent dans la couche des muscles circulaires.

Si nous pratiquons des coupes parallèles à la surface du corps et passant par les groupes des soies, nous aurons des images comme il s'en trouve une représentée à la planche XIV, figure 56.

Dans cette figure nous trouvons la coupe des deux soies d'un groupe, entourées d'un revêtement hypodermique, puis, dans l'espace délimité par les champs musculaires longitudinaux, nous trouvons les muscles radiaires des soies coupés transversalement ou obliquement suivant la direction sous laquelle le rasoir les a rencontrés. Ces muscles s'étendent en avant et en arrière, jusque près des limites du segment, à droite et à gauche des soies; ils ne s'éloignent à ce niveau que très peu des soies. On obtient des images confirmant cette disposition sur des coupes transversales et longitudinales de la paroi du corps.

On est loin d'être d'accord sur la question de savoir de quelle couche musculaire de la paroi du corps dépendent les muscles des soies, ou s'ils sont indépendants de ces couches.

Ratzel, entre autres, a prétendu que les muscles des soies devaient être considérés comme faisant en quelque sorte partie de la couche musculaire longitudinale. Cette opinion ne peut plus être admise aujourd'hui, car nous avons déjà vu plus haut qu'au niveau des soies la couche musculaire longitudinale se trouve interrompue par des sillons très accusés, surtout au niveau des soies, et que les muscles présidant aux mouvements des soies sont tout à fait indépendants de la couche musculaire longitudinale.

On ne rencontre jamais de muscles des soies passant entre les séries de muscles longitudinaux des champs dorsal, ventral ou latéraux. Quand aux champs intersétaux, il peut arriver, quoique ce soit loin d'être la règle, que des faisceaux de muscles radiaires des soies passent dans ces petits champs entre les séries de colonnes, mais ces muscles des soies ne s'arrêtent jamais dans l'épaisseur de la couche longitudinale, ils la traversent toujours pour pénétrer dans la couche circulaire.

Aujourd'hui on s'accorde généralement à dire que les muscles des soies proviennent de la couche des muscles circulaires. Cependant *Vejdovsky* fait remarquer à ce propos que cette manière de voir ne se laisse pas confirmer embryologiquement, d'après ce que l'on connaît du développement chez d'autres

Oligochètes. Il semblerait plutôt que l'on doive considérer les muscles des soies comme une formation à part, se développant indépendamment des couches musculaires longitudinale et circulaire de la paroi du corps.

Voici, en fait, comment les muscles des soies se dirigent chez l'espèce qui nous occupe, à l'état adulte.

Les muscles radiaires des soies, en partant de l'extrémité interne de la soie ou du voisinage de cette extrémité, se dirigent dans tous les sens vers l'extérieur. Ils s'écartent surtout de la soie en avant et en arrière. Tous ces muscles passent dans l'interruption que présente la couche musculaire longitudinale au niveau de chaque soie, ils sont donc complètement indépendants de cette couche longitudinale ; nous avons vu cependant qu'on peut trouver des faisceaux de muscles des soies passant à travers des champs longitudinaux intersétaux, mais ici, comme c'est le cas pour tous les muscles radiaires, des soies ne s'arrêtent jamais dans l'épaisseur de la couche longitudinale, mais vont tous s'engager dans la couche circulaire, dans laquelle ils s'enfoncent plus ou moins profondément en divergeant de plus en plus. Ils sont rassemblés en faisceaux plus ou moins volumineux et sur des coupes transversales ou longitudinales de la paroi du corps on peut très souvent les suivre jusqu'au voisinage immédiat de l'hypoderme.

Il en résulte que la plupart de ces muscles radiaires des soies s'insèrent d'une part au revêtement hypodermique de l'extrémité proximale de la soie, d'autre part à la face profonde de l'hypoderme de la surface du corps. Il en est cependant qui ne s'étendent pas jusqu'au voisinage de l'épiderme, mais qui se terminent entre les éléments musculaires de la couche circulaire en un point quelconque de l'épaisseur de cette couche.

De plus, il existe une région du corps dans laquelle les coupes transversales démontrent avec la plus grande évidence que des muscles radiaires des soies font réellement partie de la couche musculaire circulaire, c'est le cas dans cette partie de la paroi du corps où se trouvent les muscles arciformes que j'ai décrits plus haut (pl. XIV, fig. 49).

Il faut conclure de là que les muscles des soies sont, dans la grande majorité des cas, indépendants des couches longitudinale et circulaire de la paroi du corps et qu'ils doivent être considérés comme une formation spéciale, comme une catégorie de muscles à part. Que les muscles longitudinaux n'interviennent jamais, mais qu'il peut se faire que des muscles circulaires, en s'infléchissant vers l'intérieur, contribuent à former une partie des muscles radiaires des soies.

Quant à la deuxième espèce de muscles présidant aux mouvements des soies, et servant particulièrement à retirer celles-ci dans l'épaisseur des téguments, ces muscles siègent vraiment dans la cavité du corps, de sorte que chez l'adulte ils apparaissent complètement indépendants du tube musculo-cutané.

Ces muscles siègent à droite et à gauche de la ligne médiane et constituent dans chaque segment deux gros faisceaux musculaires, l'un à droite, l'autre à gauche.

Chaque faisceau préside aux mouvements de deux groupes de soies. C'est un énorme faisceau constitué d'un nombre considérable de colonnes musculaires, recouvert d'une dépendance de la membrane péritonéale qui, au voisinage de chaque groupe de soies, se continue avec le revêtement péritonéal de la cavité périviscérale.

Cet énorme faisceau musculaire, arrivé au voisinage des groupes de soies auxquels il correspond, se divise en deux, chaque soie de chaque groupe recevant une partie des éléments musclaires du faisceau (pl. XIV, fig. 53).

Cette subdivision du faisceau en deux peut se faire plus ou moins vite; il peut même se faire que l'on ait en quelque sorte deux faisceaux au lieu d'un, chacun des deux desservant deux soies; dans ce cas, chaque partie du faisceau est individuellement enveloppée par une dépendance de la membrane péritonéale.

Les éléments musculaires du faisceau s'engagent dans l'épaisseur de la paroi du corps pour aller s'insérer au revêtement hypodermique des soies auxquelles ils correspondent; ils s'insèrent vers le milieu de la longueur des soies, au voisinage de l'épaississement que celles-ci présentent à leur milieu.

Telle est la disposition des muscles présidant aux mouvements des soies, et de cette façon on s'explique aisément tous les mouvements que le Lombric peut imprimer à ses soies.

Les muscles radiaires en se contractant simultanément, en prenant leur point d'attache au voisinage de l'hypoderme de la surface du corps, font proéminer la soie au dehors; en se contractant seulement en un point déterminé du pourtour de la soie, ils dirigent la pointe externe de la soie vers un point diamétralement opposé; c'est-à-dire que si le Ver contracte dans un segment donné les muscles radiaires se trouvant en avant des soies, les pointes externes de celles-ci se dirigeront en arrière. C'est là le mouvement qui se fait constamment pendant la progression de l'animal quand il veut en quelque sorte s'accrocher aux corps étrangers.

Quant à la seconde catégorie de muscles des soies, elle sert à leur imprimer un mouvement se faisant en deux temps : le premier effet de leur contraction c'est de rapprocher les extrémités proximales des soies appartenant aux groupes situés d'un même côté de la médiane, le second est de faire rentrer ces soies dans l'épaisseur des téguments.

La structure intime des éléments musculaires se rattachant aux soies est encore une fois la même, c'est-à-dire que nous avons encore affaire ici à des colonnes musculaires.

D. Membrane péritonéale.

La membrane péritonéale du Lombric tapisse la cavité du corps dans toute son étendue ; elle recouvre intérieurement la couche musculaire longitudinale, revêt extérieurement le tube digestif et tapisse en avant et en arrière les cloisons intersegmentaires. Elle se réfléchit de façon à recouvrir les différents organes logés dans la cavité du corps.

Si l'on traite un morceau de la chaîne ganglionnaire par la méthode du nitrate d'argent, cette membrane péritonéale, vue de face, apparaît comme un épithélium pavimenteux. Les cellules qui la constituent sont polygonales et renferment vers leur milieu un noyau. Sur une coupe de la paroi du corps ces cellules sont aplaties, leur noyau allongé; elles apparaissent bien délimitées du côté de la cavité du corps, mais du côté de la couche musculaire longitudinale, le protoplasme de ces cellules semble se confondre insensiblement avec la substance granulée intercolumnaire. Ce fait tend à prouver que cette membrane péritonéale chez le Lombric doit se développer à la façon de ce qui est connu chez d'autres Annélides, notamment chez le *Polygordius.*

Nous reviendrons plus tard sur les modifications de cette membrane péritonéale en certains endroits, notamment sur une grande étendue du tube digestif où elle a donné naissance à la *couche chloragogène* (*Morren*).

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XI.

Fig. 1. Cuticule, vue de face; dans la partie antérieure du corps, vers le milieu de la longueur d'un segment. Les orifices de glandes (*o. gl.*) sont relativement rares en cet endroit. On y trouve des îlots de fins pores (*o. t.*) répondant à des organes de sens siégeant dans l'hypoderme. Les deux systèmes de stries (*str.*) se coupent à angle droit, toutes les stries font avec l'axe longitudinal du corps un angle de 45°.

Fig. 2. Aspect que présente la cuticule, vue de face, dans la région des organes sexuels ou en arrière de la ceinture. Les orifices glandulaires (*o. gl.*) sont ici plus nombreux.

Fig. 3. Dans la région de la ceinture, les orifices glandulaires sont excessivement nombreux, ce qui est en rapport avec le nombre considérable de glandes développées dans l'hypoderme modifié de cette région du corps.

Fig. 4. Morceau de cuticule dilacéré au moyen d'aiguilles fines, après longue macération dans l'alcool au tiers. Sur les bords on aperçoit des faisceaux isolés de substance cuticulaire.

Fig. 5. Fragment de la cuticule, montrant une soie restée engagée dans sa gaine lors de l'enlèvement de la cuticule. Sous ce faible grossissement, les orifices glandulaires apparaissent comme une quantité de petits points noirs quand on met au point le plan superficiel de la cuticule.

G. s. Gaine de la soie, constituée par une invagination de la cuticule.

S. Soie, présentant la forme caractéristique d'un S allongé.

Fig. 6. Réseau à mailles polygonales, que l'on trouve à la face interne de la cuticule quand la macération n'a pas été suffisamment prolongée. On y trouve quelques orifices glandulaires (*o. gl.*) qui se trouvent toujours sur le trajet des travées délimitant les mailles du réseau. Ces orifices ont un double contour quand les glandes ont été brisées à quelque distance de la cuticule et que leur partie superficielle est restée adhérente à la face interne de la cuticule.

Fig. 7. Ce même réseau, dans une région où les glandes n'existent pas dans l'hypoderme, comme c'est le cas au voisinage des sillons intersegmentaires. On ne trouve pas ici d'orifices glandulaires et les mailles sont parfaitement polygonales.

Fig. 8. Coupe dans laquelle la cuticule se montre constituée de deux assises. On remarque les pores en canalicules qui traversent la cuticule en y produisant une striation normale à la surface.

Fig. 9. Cellule hypodermique superficielle isolée, après macération dans l'alcool au tiers Une extrémité bombée dans l'étendue de laquelle les granulations du protoplasme arrivent à la surface; un certain nombre de prolongements à l'extrémité profonde. Cette cellule présente latéralement trois prolongements aliformes. Trois coupes transversales de cette cellule (α, β, γ) nous montrent la forme que présente semblable cellule à différents niveaux. En β, la coupe passe par le noyau et la coupe a l'apparence d'une étoile à trois branches.

Fig. 10. Glande hypodermique en partie isolée. Deux cellules protoplasmiques du type de la figure 9 y sont restées adhérentes. Cela nous montre comment les ailes latérales de ces cellules recouvrent la glande, en d'autres termes, comment la glande est logée dans les excavations latérales des cellules hypodermiques.

Fig. 11. Cellule hypodermique, cylindrique ou prismatique; cette forme se rencontre dans les endroits où l'hypoderme s'amincit, par exemple au voisinage des sillons intersegmentaires.

Fig. 12. Cellule hypodermique basilaire ou de remplacement. Elle affecte une forme de massue, la pointe dirigée vers la surface s'insinue entre les cellules superficielles.

Fig. 13. Glande hypodermique, à gros corpuscules, en voie de développement; elle est encore fermée du côté de la surface du corps.

Fig. 14. Autre forme de glande en voie de développement; elle est terminée en pointe effilée du côté de la cuticule.

Fig. 15. Cellule isolée de l'hypoderme de la partie antérieure du corps. Elle présente à sa base un grand nombre de prolongements terminés en pointe.

Fig. 16 et 17. Deux formes glandulaires, dites *à pied* (*gestielte Drüsenzellen*).

Dans la seconde, le protoplasme et le noyau se trouvent dans la partie profonde, séparée par un étranglement du reste de la cellule. Cet étranglement peut se trouver à des hauteurs variables, mais ne dépasse cependant pas le tiers inférieur de la glande.

Fig. 18. Cette figure représente l'extrémité antérieure (quarante premiers segments) d'un Lombric couché sur le flanc gauche.

B. Partie antérieure des bourrelets du sillon génital, du 15e au 32e segment.

T. p. Partie postérieure de ces bourrelets, répondant aux *tubercula pubertatis* de *Ude.* Du 33e au 36e segment. Entre ces bourrelets règne le sillon génital. Du 32e au 37e segment règne la ceinture (*s. str.*).

♂ Orifices sexuels mâles (15e segment).

♀ Orifices sexuels femelles (14e segment).

1. Segment céphalique.

2. Orifice buccal.

R. s. Orifices des réceptacles séminaux; ils se trouvent dans les sillons séparant les segments 9, 10 et 11.

Cr. Crête qui règne au milieu de la longueur des segments du Ver de terre. Sur le trajet de cette crête sont insérées les soies.

O. s. Orifices segmentaires.

Fig. 19. Coupe transversale de l'hypoderme. La coupe passe par un follicule sétigère (*f. s.*) et l'on trouve au voisinage de ce follicule un organe tactile (*o. t.*); on s'aperçoit immédiatement de la présence de ces organes de sens parce que les noyaux siègent à un niveau intermédiaire entre les deux séries de noyaux des cellules hypodermiques ordinaires.

A travers de fins pores de la cuticule, proéminent au dehors des prolongements protoplasmiques des cellules constitutives de l'organe de sens.

PLANCHE XII.

Fig. 20. Glande hypodermique à gros corpuscules, ne présentant ni échancrure ni étranglement; le noyau appliqué contre le fond présente une forme semi-lunaire à la coupe optique et se colore uniformément.

Fig. 21 et 22. Deux autres formes de glandes.

Fig. 23. Glande, vue par le fond, suivant le grand axe ; il s'agit d'une glande telle que celle représentée dans la figure 20. Le noyau a un aspect lobulé.

Fig. 24. Coupe transversale de l'hypoderme dans une région glandulaire. Nous trouvons deux assises de cellules, des cellules superficielles (*c. s.*) et des cellules basilaires (*c. b.*). Nous y voyons aussi les deux sortes de glandes, les unes à gros corpuscules (*gl. g. c.*), les autres finement granulées (*gl. f. g.*). Ces glandes s'ouvrent à la surface du corps par des canaux qui traversent la cuticule (*o. gl.*). *Cut.* Cuticule.

Fig. 25. Coupe tangentielle ou parallèle à la suface du corps. La coupe passe à mi-hauteur environ de la couche hypodermique. On y retrouve les deux sortes de glandes et les cellules hypodermiques superficielles coupées dans la région des noyaux.

Fig. 26. Diagramme longitudinal de l'hypoderme dans l'étendue d'un segment.

S. i. Sillons intersegmentaires.

Cr. Crête que l'on trouve au milieu du segment.

Fig. 27. Coupe longitudinale d'une ceinture incomplètement développée. On y voit encore par-ci par-là les limites de l'ancien hypoderme ; il existe encore assez bien des cellules protoplasmiques.

Fig. 28. Coupe tangentielle passant par un groupe de soies, dans l'épaisseur de la couche musculaire circulaire. Les éléments s'écartent uniquement de la quantité nécessaire pour livrer passage aux follicules sétigères.

S. s. Soies.

Env. Enveloppe épithéliale, constituée par une invagination de l'hypoderme.

V. Vaisseau sanguin.

Fig. 29. Coupe transversale dans la région de la ceinture, du côté du dos.

Cut. Cuticule.

G. g. c. Glandes à gros corpuscules, formant l'assise périphérique.

G. f. g. Glandes finement granulées formant l'assise profonde.

Cl. Cloison séparant entre elles les colonnettes de glandes.

M. c. Muscles circulaires. L'arrangement des glandes finement granulées apparaît nettement sur cette coupe. Il n'y a pas de cellules protoplasmiques persistant dans cette partie de la ceinture.

Fig. 30. Coupe tangentielle de cette même région de la ceinture; la coupe passe au fond des colonnettes, au voisinage immédiat des muscles circulaires. On ne trouve dans les colonnettes que des glandes finement granulées, coupées toutes dans leur partie renflée, au niveau du noyau ou au niveau du produit de sécrétion.

Cl. Cloison conjonctivo-musculaire.

Col. Coupe du fond d'une colonnette de glandes.

M. c. Muscles circulaires.

Fig. 31. Coupe tangentielle de la ceinture, encore dans la même région; mais cette fois la coupe passe à mi-hauteur environ de la couche hypodermique. On y voit des polygones plus ou moins réguliers qui sont la coupe des colonnettes de glandes finement granulées. Ces polygones sont délimités par les cloisons conjonctivo-musculaires. Dans ces polygones apparaissent les glandes coupées à des niveaux très différents, les unes au niveau de leur renflement profond, les autres au niveau de leur fin canal excréteur.

Fig. 32. Coupe tranversale de la ceinture au niveau de la partie postérieure des bourrelets du sillon génital. On y trouve trois sortes de glandes. Les cloisons conjonctivo-musculaires sont ici plus épaisses et on rencontre quelques capillaires sanguins (*c. s.*), qui s'avancent jusqu'à la limite de l'ancien hypoderme, puis se replient en anse pour retourner vers la profondeur.

On trouve aussi par-ci par-là une cellule hypodermique ordinaire.

Fig. 33. Coupe transversale de la ceinture au niveau du 34e segment. Les traits marquent la limite des différentes régions que l'on doit y distinguer.

A, *B*, *C*, première région ou dorsale.

A, *A′* et *C*, *C′*, deuxième région ou région des bourrelets du sillon génital.

A′, *C′*, troisième région ou ventrale, où on a la moindre épaisseur.

Fig. 34. Dessin schématique de la ceinture, du côté du dos, pour montrer comment, en vertu de l'arrangement régulier des glandes, toutes peuvent aller s'ouvrir à la surface du corps dans un espace si restreint.

Fig. 35. Schéma représentant la disposition des glandes finement granulées dans la région dorsale de la ceinture, pour montrer l'analogie de forme entre la coupe d'un épi d'orge et la coupe de deux demi-colonnettes voisines de cette région de la ceinture.

C. e. Canal excréteur.
E. r. Extrémité profonde renflée.
Cl. Cloison.

Fig. 36 et 37. Deux glandes à gros corpuscules, isolées.

Fig. 38. Coupe transversale de la paroi du corps dans la région des muscles arciformes, pour montrer la disposition et le trajet de ces muscles.

Hyp. Hypoderme.
M. c. Muscles circulaires.
M. l. Muscles longitudinaux.
M. a. Muscles arciformes.

PLANCHE XIII.

Fig. 39. Coupe longitudinale de la paroi du corps, nous montrant la structure intime de la substance contractile dans quelques colonnes musculaires circulaires, au voisinage immédiat de la couche longitudinale.

M. l. Muscles longitudinaux.

Fig. 40. Coupe longitudinale et sagittale de l'extrémité antérieure du Ver de terre. La lèvre inférieure est seule représentée en entier.

O. b. Orifice buccal.
C. b. Cavité buccale.

Ce dessin tend à montrer comment se termine en avant la couche des muscles longitudinaux, et comment se comportent les muscles circulaires.

Fig. 41. Quelques colonnes musculaires isolées après macération dans l'acide nitrique à 20 °/₀.

Fig. 42. Coupe transversale de la paroi du corps, pour montrer l'arrangement en séries radiaires des muscles longitudinaux (*m. l.*). On voit ici avec évidence que ces éléments ne peuvent absolument pas être fixés tous sur ce que *Claparède* et *Ude* ont désigné sous le nom de lamelle centrale ou enveloppante. En dedans nous trouvons la membrane péritonéale (*m. p.*), en dehors, les muscles circulaires (*m. c.*).

Fig. 43. Coupe longitudinale de la paroi du corps, pour montrer la disposition des éléments musculaires circulaires en séries radiaires par rapport à l'axe du corps ; cette coupe est faite au voisinage d'un groupe de soies.

Cut. Cuticule.
Hyp. Hypoderme.
M. c. Muscles circulaires.
M. l. Muscles longitudinaux.

Fig. 44. Coupe longitudinale d'un segment de la région moyenne ou postérieure du corps, du côté du dos, montrant la variation d'épaisseur de la couche circulaire dans l'étendue de ce segment.

Fig. 45. Coupe longitudinale faite dans le même but, dans la partie antérieure du corps.

Fig. 46. Coupe transversale, sur laquelle les éléments musculaires longitudinaux se présentent réunis par groupes, entre laquelle la substance intercolumnaire abondante prend l'apparence d'un véritable sinus conjonctif avec espaces plasmatiques (*e. p.*) et vaisseaux sanguins (*v. s.*).

On trouve ici représentés des amas de corpuscules bacilliformes que l'on rencontre un peu partout dans les tissus du Lombric et dans la cavité du corps. Ces corpuscules sont probablement des bacilles et cela nous explique peut-être pourquoi les Lombrics morts se décomposent si rapidement.

Fig. 47. Coupe longitudinale de la paroi du tube digestif dans la région du gésier ou estomac. La couche musculaire circulaire présente ici une forte épaisseur, et les éléments y affectent une disposition tout à fait caractéristique et d'une régularité remarquable.

M. p. Membrane péritonéale.
M. l. Muscles longitudinaux.
M. c. Muscles circulaires.

E. i. Epithélium intestinal.

C. Cuticule assez épaisse que l'on rencontre dans cette partie de la cavité digestive.

E. s. Espaces sanguins.

Fig. 48. Quelques formes que présente la coupe transversale de colonnes musculaires de la paroi du corps.

A, B, C, D, E, dans la couche circulaire;

F, G, dans la couche longitudinale.

S. c. Substance contractile.

S. a. Substance axiale.

Fig. 49. Cette structure des éléments musculaires toujours évidente dans les muscles du gésier. Une partie de la coupe, figure 47, à un plus fort grossissement.

Fig. 50. Coupe transversale de la paroi du corps, montrant avec évidence que des muscles de la couche circulaire peuvent intervenir pour constituer des muscles radiaires des soies.

S. Soie.

PLANCHE XIV.

Fig. 51. Vue d'une préparation obtenue par deux sections opérées l'une en avant, l'autre en arrière d'une cloison intersegmentaire, dans la partie postérieure du corps.

1, 2, 3, 4. Groupes de soies : *1 et 2*, dorsaux-latéraux, *3 et 4*, ventraux.

Cut. Cuticule.

Hyp. Hypoderme.

M. c. Muscles circulaires.

M. l. Muscles longitudinaux.

M. p. Membrane péritonéale.

C. n. Chaîne nerveuse.

V. s.-i. Vaisseau sous-intestinal.

V. d. Vaisseau dorsal.

C. d. Cavité digestive.

Fig. 52. Coupe transversale dans la région moyenne du corps. Le tube musculo-cutané est seul représenté ici. Le Ver a la forme caractéristique de l'état de contraction, c'est-à-dire plus ou moins quadrilatérale. Cette figure est faite surtout en vue de montrer les différents chomps musculaires longitudinaux.

C. d. Champ dorsal.

C. v. Champ ventral.
C. l. — *C. l.* Champs latéraux.
C. a. — *C. a.* Champs accessoires.
1, 2, 3, 4. Champs intersétaux.
M. r. Muscles rétracteurs des soies.
M. r. s. Muscles radiaires des soies.

Fig. 53. Vue intérieure de la paroi du corps, dans le but de montrer la disposition générale des muscles présidant aux mouvements des soies.

Hyp. Hypoderme.
M. c. Muscles circulaires.
J. s. Jeunes soies en voie de développement.
S. f. Soie fonctionnant.

Pour les autres lettres, même signification que dans la figure précédente.

Fig. 54. Coupe transversale montrant des vaisseaux sanguins courant entre les séries de colonnes musculaires longitudinales et obliquement à travers ces séries.

T. n. Gros tronc nerveux, courant entre les muscles longitudinaux et circulaires.

Fig. 55. Coupe transversale, nous montrant des éléments musculaires traversant aussi bien les rubans musculaires de *Claparède* que les caissons de *Ude.*

Fig. 56. Coupe tangentielle, parallèle à la surface du corps, passant à travers un groupe de soies, dans l'épaisseur de la couche musculaire longitudinale.

Ce mémoire a été présenté au concours pour la collation des bourses de voyage et déposé le 28 décembre 1888.

Sur la conservation de l'oxyhémoglobine à l'abri des germes atmosphériques,

PAR

LÉON FREDERICQ.

J'ai conservé pendant plus d'un mois, au contact de l'air et dans un appartement chauffé pendant le jour (c'était en hiver), des échantillons d'*oxyhémoglobine* de chien, tant en solution qu'à l'état de cristaux. Il était facile de constater spectroscopiquement l'intégrité de la matière colorante rouge.

Je m'explique cette conservation d'une substance considérée comme éminemment altérable au contact de l'air (dès que la température dépasse 0°), par le mode de préparation de la solution et des cristaux. Le sang avait été recueilli directement de l'artère dans des vases stérilisés au préalable. L'opération ainsi que toutes les manipulations ultérieures avaient été exécutées en observant les précautions minutieuses qui permettent d'exclure les germes atmosphériques.

J'ai constaté en même temps que les solutions aseptiques d'*oxyhémoglobine* se conservaient à l'abri de l'air extérieur (vases et tubes scellés) sans que l'*oxyhémoglobine* subisse le phénomène ordinaire de la réduction à l'état d'*hémoglobine*.

Mais la durée de conservation de l'*oxyhémoglobine* aseptique n'est pas illimitée. Au bout de quelques semaines, elle commence à passer à la *méthémoglobine*, et la transformation est complète en quelques mois. L'ensemencement de cette *méthémoglobine* dans différents milieux de culture a montré qu'elle ne renfermait réellement aucun germe vivant (¹). Il suffit d'ajouter à l'un des tubes contenant de la *méthémoglobine* aseptique, une goutte de sang putréfié (ou simplement exposé à l'air), puis de sceller le tube, pour observer au bout de quelques jours, la disparition de l'oxygène de la *méthémoglobine* et la transformation de cette substance en *hémoglobine réduite.*

Cette propriété (bien connue) de la matière colorante du sang, de se réduire au contact des germes atmosphériques, peut servir à reconnaître si un échantillon de sang ou d'*oxyhémoglobine* est réellement stérile. Si les germes ont été rigoureusement exclus, l'*oxyhémoglobine* se conserve intacte pendant assez longtemps et se transforme ensuite graduellement en *méthémoglobine.* Au contraire, le sang souillé de microorganismes peut être scellé avec dix, vingt, etc., fois son volume d'air : l'oxygène finit toujours par disparaître dans ce cas et *l'oxyhémoglobine* se réduit entièrement.

Les deux substances en question, l'*hémoglobine réduite* et la *méthémoglobine*, sont faciles à reconnaître, grâce à leur teinte et à leur spectre d'absorption caractéristique.

(¹) M le Dr Henrijean, agrégé spécial à l'Université de Liége, a bien voulu contrôler, par la méthode de l'ensemencement, l'état aseptique des échantillons de méthémoglobine que je lui ai remis.

Recherches physiologiques sur l'occlusion de l'aorte thoracique,

PAR

LE Dr COLSON.

CHAPITRE I. — Historique.

L'occlusion de l'aorte abdominale fut exécutée pour la première fois, et en même temps, par Sténon (1) chez les Poissons, et par Swammerdam (2) chez les Mammifères : elle est presque immédiatement suivie d'une paralysie complète de l'arrière-train, paralysie définitive ou passagère, suivant la durée plus ou moins longue de l'occlusion, et dont le point de départ est fixé par Swammerdam dans l'anémie des organes périphériques, c'est-à-dire des muscles et des nerfs.

L'expérience fut reprise plus tard par Albrecht von Haller (3) sur des chats, et par Ségalas d'Etchepare (4) sur des chiens. Tandis que le premier reconnut que dans certains cas, la paralysie de l'arrière-train est précédée d'un stade d'excitation motrice peu intense, se traduisant par quelques convulsions passagères, le second n'observa jamais cette excitation, mais nota que la ligature simultanée de l'aorte abdominale et de la veine cave retarde notablement l'apparition de la paralysie.

---

(1) Nicolai Stenonis. *Element myologiæ specimen cui accedunt canis carchariæ dissectum caput et dissectus piscis ex canum genere.* Amstelodamiæ, 1667, p. 109 (cité d'après Spronck).

(2) Joh. Swammerdami. *Tractatus de respiratione.* Lugd. Batav., 1667, pp. 61-62 (cité d'après Spronck).

(3) Luchsinger. *Zur Kenntniss der Functionen des Rückenmarkes.* Archiv. f. d. ges. Physiol., 1878, XVI, p. 510.

(4) Magendie. Journal de physiol. exp., 1824, t. IV, p. 287.

Le procédé jusque-là en usage consistait à aller lier directement le vaisseau au-dessus de sa bifurcation en iliaques primitives, après une laparotomie préalable. Stannius (¹), pour éviter l'ouverture de la cavité abdominale et pouvoir soumettre le même animal à une série successive d'occlusions, alla à la recherche de l'aorte par une incision profonde, pratiquée entre la colonne vertébrale lombaire et la masse musculaire sacro-lombaire, et la saisit dans une ligature qu'il put relâcher à volonté. Il nota le premier que lors du retour des fonctions de l'arrière-train par suppression de la ligature, la sensibilité reparut après la motilité.

Kussmaul et Tenner (²) firent chez le lapin la compression de la crosse aortique au moyen d'une pince de Charrière spéciale : ce n'est que très exceptionnellement (1 cas sur 10) que la paralysie fut précédée de quelques légers tremblements, rappelant ceux de la paralysie agitante.

E. du Bois-Reymond (⁵) recourut à un procédé déjà utilisé par Joh. Brunnerus (⁴) pour la constriction du canal thoracique : il contourna la colonne vertébrale avec un trocart-aiguille, armé d'un ruban résistant qui, serré sur les apophyses épineuses, devait comprimer l'aorte contre la colonne vertébrale. Il opéra également sur les lapins, et vit la paralysie, en général, n'apparaître que très tardivement, ignorant lui-même si ce retard tient à la compression concomitante de la veine cave (fait déjà signalé par Ségalas d'Etchepare), ou bien à l'insuffisance de la compression de l'aorte, logée dans la gout-

---

(¹) Stannius. Archiv für physiolog. Heilkunde, 1852, XI, p. 1.

(²) Kussmaul et Tenner. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, 1857, p. 60.

(⁵) E. du Bois-Reymond. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1860, p. 639.

(⁴) Joh. Brunnerus. *Experimenta nova circa Pancreas*. Lugd. Bat , 1722, p. 186 (cité d'après Spronck).

tière des deux psoas (comme l'a prétendu plus tard Spronck) (1). Quoi qu'il en soit, il continua à admettre, avec tous les autres auteurs, l'ancienne opinion de Swammerdam, relative à l'origine de cette paralysie, opinion qui avait persisté malgré la découverte de Stannius, que les nerfs et les muscles conservent encore leur excitabilité longtemps après l'établissement de la paralysie.

C'est à Schiffer (2) que revient le mérite d'avoir rectifié cette manière de voir, en établissant d'une façon positive que cette paralysie est d'origine médullaire, et que parmi les organes périphériques, l'anémie frappe d'abord les terminaisons nerveuses, puis les troncs nerveux, et en dernier lieu seulement les muscles. Il opéra sur des lapins et fit la compression de l'aorte au moyen d'un compresseur de Ludwig et Sczelkow ; pour exclure l'influence de la compression possible de la moelle à travers la colonne vertébrale, il contrôla ses résultats avec ceux fournis par la ligature directe de l'aorte.

Il établit en outre :

1° Que cette anémie médullaire est caractérisée avant tout par l'absence de tout stade d'excitation, fait qui fut bientôt confirmé par Nothnagel (3);

2° Que, contrairement à l'opinion émise par Brown-Séquard (4), la sensibilité disparaît toujours après la motilité lors de l'occlusion aortique, et reparaît avant elle lors du retour de la circulation dans les parties anémiées.

Mais ces derniers résultats de ses expériences furent bientôt contredits par Luchsinger et Mayer d'une part, par Vulpian et Spronck de l'autre.

Luchsinger (5), pour éviter toute circulation collatérale, fit la ligature préalable des sous-clavières : dans ce cas, le stade de convulsions existe toujours chez le chat et quelquefois chez le lapin. Sigmund Mayer (¹) obtint le même résultat, d'une façon constante, chez le lapin, en faisant la ligature préalable des carotides.

---

(1) Spronck. *Over Ischaemie van het Ruggemerk*, 1886.

(2) Schiffer. *Ueber die Bedeutung des Stenson'schen Versuches*. Centralblatt für die medicinischen Wissenschafte, 1869, p. 579.

(3) Nothnagel. *Zur Lehre d. klonischen Krämpfe.* Archiv. f. pathol. Anatomie, 1870.

(4) Brown-Séquard. Comptes rendus Acad. 1851, t. XXXIII, p. 816.

(5) Luchsinger. *Loc. cit.*

Vulpian (²) obtint, chez des chiens, l'anémie de la moelle, en injectant dans le bout central d'une des artères crurales une petite quantité de poudre de lycopode, suspendue dans 20 à 25 grammes d'eau : les spores de lycopode remontent d'abord à contre-courant dans l'aorte, puis, entraînées par le courant artériel, viennent oblitérer les derniers ramuscules des artères qui naissent de l'aorte en dessous de l'aorte rénale. Dans ces expériences, la perte de la sensibilité précéda presque toujours, quoique de peu, la perte de la motilité ; et les quelques expériences où la sensibilité disparut après la motilité, Vulpian les considère comme " non réussies „, tout comme celles où se produisit une agitation plus ou moins vive, avec des cris plaintifs quelques secondes après l'injection.

Spronck (³) fit ses expériences sur des lapins, d'après le procédé de du Bois-Reymond : il vit non seulement la sensibilité disparaître avant la motilité, lors de l'occlusion, mais en outre il la vit toujours reparaître plus tard que la motilité, lors du retour de la circulation dans l'arrière-train. Il attribue cette différence entre la sensibilité et la motilité, à ce que les cellules ganglionnaires de la première sont plus impressionnables par l'anémie que celles de la seconde. Par contre, il ne vit jamais se produire ces phénomènes très vifs d'excitation signalés, chez le lapin, par Ehrlich et Brieger (⁴), lors du retour de la circulation, et considérés par eux comme le premier indice du rétablissement des fonctions.

Récemment Léon Fredericq (⁵) a repris l'expérience de

(¹) S. Mayer. Zeitschrift für Heilkunde, IV, 1883.

(²) Vulpian. *Maladies du système nerveux*, 1879, p. 101.

(³) Spronck. *Loc. cit.*

(⁴) Ehrlich et Brieger. Zeitschrift f. klin. Medic. Bd II, p. 881.

(⁵) Léon Fredericq. Bull. de l'Acad. royale de Belgique, 3ᵉ série, t. XVIII, nº 7, 1889.

Sténon sur de grands chiens, et est arrivé à des résultats très intéressants, directement opposés à ceux de Spronck, Vulpian et Brown-Séquard. Toujours l'occlusion de l'aorte fut suivie de quatre phases bien distinctes, se succédant dans l'ordre suivant: 1° excitation motrice; 2° paralysie; 3° excitation sensitive; 4° anesthésie; toujours aussi, lors de la suppression de l'occlusion, la sensibilité reparut longtemps avant la motilité. Il produit l'occlusion de l'aorte au moyen d'une sonde coiffée, à une de ses extrémités, d'un petit doigt de gant extensible; cette extrémité est glissée à travers la carotide primitive jusque dans l'aorte thoracique. L'autre extrémité, munie d'un robinet, sert à l'injection d'une certaine quantité d'eau qui doit dilater le doigt de gant et qu'on peut laisser écouler ou renouveler à volonté.

Un procédé analogue avait déjà été employé par Pawlow (¹) et par Bohr (²), qui pénétrèrent dans l'aorte thoracique par l'artère sous-clavière gauche. Bohr vit le sang, après une occlusion aortique d'un quart d'heure, perdre sa coagulabilité pour au moins vingt-quatre heures.

En présence de résultats aussi contradictoires obtenus par les différents auteurs, j'ai cru intéressant de reprendre ces expériences d'après le procédé de Léon Fredericq, et de les compléter par l'étude des modifications qui se produisent lors de l'occlusion aortique du côté du sang, de la circulation sanguine, de la circulation lymphatique, de la respiration (³) et de la calorification.

CHAPITRE II. — PROCÉDÉ OPÉRATOIRE.

Un grand chien, anesthésié (⁴) par une injection sous-cutanée de morphine, est fixé sur le dos dans la gouttière d'opération;

(¹) PAWLOW. Archiv für Physiologie, 1888, p. 281.

(²) BOHR. Centralblatt für Physiologie, 1888, p. 261.

(³) Pendant que je faisais ces recherches, Heinricius (Zeitschrift für Biologie, 1889, p. 13) publia un travail, dans lequel il affirme que l'occlusion aortique, chez le lapin, n'est accompagnée d'aucune augmentation de la pression carotidienne.

(⁴) Dans quelques-unes de mes expériences, l'animal n'était pas anesthésié, par exemple : n^os^ 1 et 11, et tous ceux utilisés pour l'étude de la motilité et de la sensibilité (p. 10).

des deux membres postérieurs, l'un est attaché très lâchement, l'autre reste complètement libre.

Une grande incision médiane longitudinale est faite dans la région du cou, les carotides droite et gauche sont mises à nu dans une étendue d'environ 8 centimètres, et une ligature est appliquée sur leur partie moyenne (1).

On place une pince à pression dans l'angle supérieur de la plaie cutanée, sur les bouts périphériques des carotides droite et gauche, et l'on introduit dans ceux-ci une canule en verre à laquelle fait suite un petit tube en caoutchouc. Il suffit dès lors de lever la pince à pression pour recueillir des échantillons de sang de l'une ou de l'autre des carotides.

Une pince à pression est appliquée provisoirement dans l'angle inférieur de la plaie cutanée, sur le bout central de la carotide droite, dans laquelle on introduit dans la direction de la poitrine, une sonde en laiton, longue de 40 centimètres et de 3 millimètres de diamètre extérieur, coiffée, à son extrémité obtuse, d'un petit doigt de gant en caoutchouc extensible. On lève la pince à pression et l'on glisse la sonde à travers la carotide, dans une direction légèrement oblique en haut, en arrière et à gauche (par rapport à l'animal supposé dans sa position naturelle), de manière à éviter le ventricule gauche, pour la faire pénétrer dans l'aorte thoracique (2). On fixe la carotide au moyen d'une ligature sur l'extrémité de la sonde qui reste à l'extérieur. Celle-ci porte un bout de tube en caoutchouc épais permettant d'y raccorder un tube en plomb, solidement fixé à la gouttière d'opération et muni, à son extrémité libre, d'un robinet auquel peut s'adapter une seringue. De cette façon, l'injection de 15 à 20 centimètres cubes d'eau, destinée à dilater le doigt de gant, peut se faire au moyen d'une petite seringue, sans irriter la plaie de l'animal, et à une certaine distance de lui; il en est de même de l'écoulement, qui peut être fait à volonté.

---

(1) Cette incision est faite par des coups de scalpel, donnés avec un instrument bien tranchant, d'une façon brusque et sûre. La première incision produit chez l'animal une espèce d'anesthésie, permettant, le plus souvent, de terminer l'opération sans cris. Voir **Brown-Séquard**, Comptes rendus, 1887, t. CIV, p. 951, et t. C, p. 1366-1369.

(2) La position de l'ampoule est relevée à l'autopsie de l'animal : voici quelques-uns des niveaux auxquels j'ai trouvé l'ampoule dilatée et obstruant complètement l'aorte : 1° 11^e, 12^e et 13^e côtes ; 2° 9^e et 10^e espaces intercostaux ; 3° 8^e, 9^e et 10^e côtes ; 4° 7^e, 8^e et 9 côtes ; 5° 7^e et 8^e espaces intercostaux ; 6° 8^e, 11^e et 12^e côtes.

Le bout central de la carotide gauche est mis en rapport avec un manomètre à mercure de Ludwig par l'intermédiaire d'une canule en T (canule en verre, modèle François Franck) et d'un tube en caoutchouc court et épais. Le manomètre a été chargé au préalable d'une solution de carbonate de Na d'une densité de 1083 (solution de Traube), sous une pression d'environ 10 centimètres de mercure.

Les mouvements respiratoires sont enregistrés au moyen d'un pneumographe de Knoll, l'inspiration correspond à la ligne de descente, et les graphiques se lisent de gauche à droite.

La plume de l'horloge à secondes écrit sous celles de la respiration et de la circulation sur le papier enfumé du grand appareil enregistreur de Hering.

La température anale est prise au moyen d'un thermomètre coudé à angle droit et gradué en dixième de degré.

Dans quelques-unes de ces expériences l'horloge à secondes a été arrêtée un instant pour marquer le moment exact de l'injection ou de l'écoulement de l'eau, c'est-à-dire de l'occlusion ou de la désobstruction aortique.

CHAPITRE III. — MOTILITÉ, SENSIBILITÉ ET FONCTION DES SPHINCTERS ANAL ET VÉSICAL.

Abstraction faite de certains points relatifs aux sphincters anal et vésical, sur lesquels j'ai plus spécialement porté mon attention, mes recherches ont pleinement confirmé les résultats obtenus par Léon Fredericq. Je transcris ici, à titre d'exemple, le tableau des phénomènes observés chez deux chiens à la suite de l'occlusion de l'aorte thoracique :

Chien n° 1.

TEMPS		PHÉNOMÈNES OBSERVÉS.
M.	S.	
0	00	Injection d'eau. Disparition instantanée du pouls crural.
0	20	Convulsions toniques de l'arrière-train.
0	40	Résolution musculaire de l'arrière-train.
0	48	Expulsions de matières fécales.
1	10	Gémissements.
1	30	Cris plaintifs.
1	33	Gémissements.
1	36	Calme complet. Le sciatique droit est mis rapidement à nu et relié au chariot de du Bois-Reymond.
2	40	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur.
2	45	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur.
2	50	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur.
2	55	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur.
3	00	Excitation du sciatique = contraction du membre postérieur sans cris.
8	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
13	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
18	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
23	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
28	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
33	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
38	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre postérieur.
43	00	Excitation du sciatique = plus même de contraction.
48	00	Excitation directe du muscle = contraction.
53	00	Excitation directe du muscle = contraction.
58	00	Excitation directe du muscle = contraction.

Chien n° 11.

TEMPS M.	 S.	PHÉNOMÈNES OBSERVÉS.
0	00	Injection d'eau. Disparition du pouls crural.
0	25	Convulsions toniques de l'arrière-train.
0	45	Résolution musculaire.
0	50	Jet continu d'urine.
0	52	Expulsion de matières fécales.
0	55	Anus largement entr'ouvert.
1	35	Cris.
1	40	Calme complet. Le sciatique droit, mis rapidement à nu, est relié au chariot de du Bois-Reymond.
2	30	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur droit.
2	35	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur droit.
2	40	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur droit.
2	45	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur droit.
2	50	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur droit.
2	55	Excitation du sciatique = cris et contraction du membre postérieur droit.
3	00	Excitation du sciatique = simple contraction du membre.
3	10	Excitation du sciatique = simple contraction du membre.
4	00	Suppression de l'occlusion par écoulement du liquide. Réapparition instantanée du pouls crural.
6	30	Excitation du sciatique = contraction du membre.
6	40	Excitation du sciatique = contraction du membre.
6	53	Excitation du sciatique = contraction du membre.
7	00	Excitation du sciatique = contraction et cris.
8	00	Excitation du sciatique = contraction et cris.
21	00	Légers mouvements volontaires de la queue.
23	00	Mouvements volontaires de la patte.

Voici quelques chiffres relatifs au moment d'apparition de ces différentes phases :

No du chien.	TEMPS AU BOUT DUQUEL APPARAIT LA PÉRIODE DE			
	l'excitation motrice.	la paralysie.	l'excitation sensitive.	l'anesthésie.
1	Quelques secondes	Avant 1 minute	"	"
2	Quelques secondes	Avant 1 minute	"	"
3	0′ 20″	0′ 32″	"	3′ 15″
4	0 20	0 40	1′ 10″	4 0
5	0 25	0 50	2 30	3 0
6	0 35	1 0	1 30	3 15
7	0 45	1 30	2 15	4 30
8	0 30	1 0	2 45	"
9	0 45	1 15	2 30	"
10	0 15	0 30	2 30	"
11	Quelques secondes	0 48	1 30	"
12	0′ 28″	0 51	1 50	5 2
13	0 25	0 41	1 35	3 20
Moyenne.	0′ 28″	0′ 50″	1′ 48″	3′ 42″

L'occlusion de l'aorte est donc toujours suivie de quatre phases bien distinctes, se succédant dans l'ordre suivant : excitation motrice, paralysie motrice, excitation sensitive et anesthésie.

1° La période d'excitation motrice survient au bout de quinze à quarante-cinq secondes. La queue se raidit et reste le plus souvent immobile. Les membres postérieurs se fixent dans une extension forcée, souvent entrecoupée de quelques légères secousses cloniques. Une seule fois ces dernières, très prononcées, occupaient tout le stade et affectaient assez bien la forme du tremblement de la paralysie agitante.

A la fin de cette période, le doigt introduit dans l'anus, se trouve fortement serré par la contracture du sphincter anal; à ce moment aussi se produit souvent une émission d'urine, sous forme d'un jet continu assez énergique.

2° La période de paralysie motrice apparaît au bout de trente secondes à une minute et demie. La queue d'abord, puis les deux membres postérieurs retombent flasques et inertes. Bientôt aussi l'anus, contracturé jusque là, laisse expulser des matières fécales et reste dorénavant largement ouvert; l'émission d'urine, sous forme de jet, s'arrête et est remplacée, pendant quelques secondes, par un léger suintement se faisant goutte à goutte; dans quelques cas, ce suintement existait seul, sans jet préalable.

3° La période d'excitation sensitive survient au bout d'une minute dix secondes à deux minutes trente secondes; elle est caractérisée par des gémissements et des cris plaintifs, auxquels succède bientôt un calme complet. A partir de ce moment, l'excitation électrique du sciatique continue à provoquer des cris pendant plusieurs secondes, voire même pendant plusieurs minutes.

4° La période d'anesthésie survient au bout de trois minutes quinze secondes à cinq minutes deux secondes; elle est caractérisée par l'absence de cris pendant l'excitation du sciatique.

A ce moment, l'excitabilité indirecte des muscles est encore intacte; elle finit cependant par disparaître, malgré la persistance de leur excitabilité directe.

Pour la facilité de la description, j'ai laissé confondues avec ces quatre périodes deux phases qu'on devrait en isoler à la rigueur : ce sont celles de l'excitation et de la paralysie des sphincters anal et vésical. Leur stade d'excitation débute un peu plus tard que celui de la motilité, et se termine après l'établissement de la paralysie motrice, avant le début de l'excitation sensitive.

Retour de la motilité et de la sensibilité. — Après le retour de la circulation dans l'arrière-train par la suppression de l'occlusion de l'aorte, la motilité reparut toujours longtemps après la sensibilité.

Nº du chien.	TEMPS AU BOUT DUQUEL APPARAIT		DURÉE de l'occlusion.
	la sensibilité.	la motilité.	
5	8′	20′	4′ 0″
2 (II)	30	55	7 30
4	40	Paralysie persiste après 1 heure.	10 0
3	35	Paralysie persiste après 1 heure.	12 45
1 (II)	1 heure.	Mouvements de la queue après 11 heures. Ceux de la patte et de l'anus après 11 heures.	20 0

Le retour de ces fonctions n'est plus guère possible après une occlusion de plus de vingt minutes. Cette limite concorde assez bien avec celle fixée par Kussmaul et Tenner, Schiffer, Luchsinger et Léon Fredericq ; mais elle est de beaucoup inférieure à celle fixée par Ehrlich et Brieger (une heure), Spronck (une heure), Brown-Séquard (une heure quinze minutes à une heure quarante-cinq minutes) et Stannius (trois à quatre heures).

Ce retour se fit toujours d'une façon calme et lentement, progressivement, et ne fut jamais, ni accompagné, ni précédé des phénomènes d'excitation signalés par Ehrlich et Brieger.

Jamais non plus, du vivant de l'animal, je n'ai vu survenir dans l'arrière-train, paralysé depuis une à huit heures, la rigidité cadavérique constatée par Brown-Séquard au bout d'une heure à une heure quinze minutes, par Stannius après trois à quatre heures.

Notons, enfin, que l'anesthésie par le chloroforme supprime complètement les deux stades d'excitation motrice et sensitive, que l'anesthésie par la morphine peut produire le même effet ou bien supprimer seulement l'excitation sensitive, tout en laissant persister l'excitation motrice.

Je crois donc pouvoir conclure de l'ensemble de ces recherches :

1° Que l'anémie de la moelle lombaire produit très rapidement la paralysie de ces éléments moteurs et sensitifs, et des centres ano-spinal et vésico-spinal de Masius et Vanlair ;

2° Que ces différentes paralysies sont, chacune, précédées d'un stade d'excitation préalable ;

3° Que les éléments moteurs sont, contrairement à l'opinion de Spronck, plus rapidement et plus fortement impressionnés par l'anémie que les éléments sensitifs, et que les centres anal et vésical sont frappés après les éléments moteurs, mais avant les éléments sensitifs.

Ce fait est du reste en rapport avec cet autre, d'observation clinique (¹), que, dans les paraplégies d'origine médullaire, la motilité est souvent fortement atteinte et les troubles sphinctériels déjà prononcés, malgré la persistance d'une sensibilité plus ou moins intacte.

CHAPITRE IV. — SANG.

A. — *Matériaux solides.*

Refouler presque toute la masse sanguine dans l'avant-train d'un animal revient, en somme, à y pratiquer une forte transfusion, et les modifications produites dans la composition du sang doivent être les mêmes : le courant normal de transsudation, qui pousse le plasma sanguin à travers les parois vasculaires dans les interstices des tissus, se trouvera renforcé ;

(¹) VULPIAN. *Maladies du système nerveux*, p. 29.

la proportion des éléments figurés à l'intérieur des vaisseaux, augmentera (¹), et, de plus, comme la lymphe est notablement plus riche en eau que le plasma sanguin (²), ce dernier lui-même deviendra moins aqueux et plus riche en matériaux solides.

Pour résoudre la question, j'ai déterminé, chez un certain nombre de chiens, la proportion de résidu sec (³) de deux échantillons de sang (I et II) recueillis avant l'occlusion aortique, et celles de deux autres (III et IV) recueillis après une occlusion d'une heure.

(¹) Alexander Andreessen. *Dissertation de Dorpat*, 1883. — J. Cohnstein und N. Zuntz. Archiv für die ges. Physiologie, Bd. XLII, 1888. *Untersuchungen über den Flüssigkeitsaustausch*, etc.

(²) Gallen et Quévenne *Gazette médicale de Paris*, 1854, n^os^ 24, 27, 30 et 34. — Scherer. *Verhandlungen der medicin. physikal. Gesellschaft zu Würzburg*, VII, p. 268. — Hensen et Dahnhardt. *Archiv für patholog. Anatomie*. XXXVII, pp. 55 et 68. — Carl Schmidt, *Bulletin de Saint-Pétersbourg*, IV, p. 355, 1861. — Hammarsten. *Ueber das Paraglobulin*, *Archiv f. d. ges. Physiologie*, 1878, XVII, p. 413, et XVII, p. 38. — Hoppe-Seyler. *Physiol. Chemie*, III, § 205 et suiv., 1879.

(³) Deux capsules en porcelaine (n^os^ I et II), pesées au préalable avec leur verre de montre respectif, sont placées à une certaine distance de la table d'opération.

Avant l'occlusion aortique, environ 15 centimètres cubes de sang sont recueillis, du bout périphérique de la carotide droite, dans un tube gradué. Celui-ci est renversé un certain nombre de fois pour obtenir un mélange bien uniforme de tous les éléments, et, dans ce même but, le liquide est versé alternativement et par petites quantités, dans les deux capsules qu'on recouvre immédiatement de leur verre de montre. On repèse aussi vite que possible pour éviter toute perte par évaporation, et la différence du nombre obtenu avec celui de la première pesée exprime le poids du sang liquide.

On abandonne les capsules, dépourvues de leur verre de montre, au bain-marie pendant environ six heures, et l'on continue la dessiccation dans l'étuve sèche à 105°. Au bout d'une dizaine d'heures environ, la dessiccation est interrompue de temps à autre par une pesée, faite chaque fois après refroidissement préalable dans l'exsiccateur, et on ne considère la dessiccation comme achevée, que lorsque le nombre de la dernière pesée ne dépasse plus celui de la précédente.

On repèse finalement la capsule et le verre de montre, bien lavés, desséchés et refroidis au préalable, et leur poids est déduit de celui de la pesée antérieure pour avoir le poids du résidu sec.

Les échantillons du sang, recueillis du bout périphérique de la carotide gauche, après une occlusion aortique d'une heure, sont traités de la même façon dans les capsules III et IV.

Les résultats de mes recherches se trouvent résumés dans le tableau suivant :

N° D'EXPÉRIENCE.	POIDS DU SANG (en grammes).				POIDS DU RÉSIDU (en grammes).				PROPORTION DU RÉSIDU par gramme de sang.				DIFFÉRENCE moyenne.
	Avant occlusion.		Après occlusion.		Avant occlusion.		Après occlusion.		Avant occlusion.		Après occlusion.		
2	I	12,069	III	4.284	I	2,148	III	0,806	I	0,178	III	0,188	+ 0.0105
	II	10,745	IV	7,301	II	1,922	IV	1,379	II	0,178	IV	0,189	
6	I	5,210	III	6,155	I	1,042	III	1,310	I	0,200	III	0,213	+ 0.0135
	II	5,554	IV	7,881	II	1,122	IV	1,702	II	0,202	IV	0,216	
7	I	3,874	III	5,183	I	0,826	III	1,205	I	0,214	III	0,230	+ 0.016
	II	3,458	IV	5,087	II	0,735	IV	1,185	II	0,217	IV	0,233	
8	I	6,630	III	6,405	I	1,517	III	1,582	I	0,228	III	0,247	+ 0 0185
	II	5,353	IV	6,289	II	1,217	IV	1,539	II	0,227	IV	0,245	
4	I	6,827	III	7,035	I	1,580	III	1,765	I	0,231	III	0,251	+ 0.0205
	II	7,497	IV	5,722	II	1,750	IV	1,453	II	0,233	IV	0,254	
3	I	4,885	III	4,485	I	0,988	III	0,846	I	0,202	III	0,188	— 0.0135
	II	5,636	IV	5,588	II	1,136	IV	1,040	II	0,201	IV	0,188	

Donc, l'occlusion de l'aorte est suivie, dans l'avant-train, d'une augmentation de la proportion des matériaux solides du sang, et cette condensation est d'autant plus forte que le sang était plus dense avant l'occlusion.

La seule exception à cette règle est fournie par le chien n° 3, chez lequel le résidu sec est plus fort avant qu'après l'occlusion. Mais chez lui, s'était produite une hémorrhagie abondante une demi-heure après le début de l'occlusion. Or, la saignée a pour effet direct de diminuer la proportion des matériaux solides du sang (1);

---

(1) **Popp.** *Ueber die Beschaffenheit des menschlichen Blutes*, 1845, p. 89. — **Becquerel** et **Rodier**. *Recherches sur la composition du sang dans l'état de santé*, etc. Paris, 1844. — **Von Lesser**. Berichte der sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften zu Leipzig, 1874-1875, XIV, p. 153.

elle a donc pu, dans ce cas-ci, supprimer et même renverser l'effet de condensation qu'aurait dû produire l'occlusion aortique.

B. — *Coagulabilité du sang.*

Pour l'étude de l'action qu'exerce l'occlusion de l'aorte sur la coagulabilité du sang, les échantillons de ce liquide sont recueillis par les bouts périphériques des carotides dans des tubes à réaction d'un même calibre. Avant l'occlusion, la prise est faite dans la carotide droite; après l'occlusion, dans la carotide gauche. Lorsqu'on fait plusieurs prises de sang à des moments inégalement éloignés du début de l'occlusion, la dernière prise n'est faite qu'après une saignée préalable destinée à entraîner les caillots restés dans les tubes à la fin de la prise précédente.

Comme les occlusions de dix à quinze minutes ne me donnaient que des différences à peine appréciables, j'ai fait toute une série d'occlusions beaucoup plus prolongées, dont voici le résultat :

Nº D'EXPÉRIENCE.	DURÉE de l'occlusion.			TEMPS NÉCESSAIRE pour la coagulation complète.						RETARD déterminé par l'occlusion.		
				Avant occlusion.			Après occlusion.					
	H.	M.	S.	H	M	S.	H.	M.	S.	H.	M.	S.
1	0	25	0	0	6	0	0	6	15	0	0	15
2	1	0	0	0	2	0	0	4	2	0	2	2
3	1	0	0	0	0	7	0	2	3	0	1	56
4	1	0	0	0	2	3	0	5	30	0	3	27
6	1	0	0	0	3	14	0	10	0	0	6	50
7	1	0	0	0	8	30	0	15	0	0	6	30
	2	0	0	0	8	30	1	5	0	0	56	30
8	1	0	0	0	4	10	0	8	30	0	4	20
	2	0	0	0	4	10	0	55	30	0	50	50

Donc, l'occlusion de l'aorte diminue toujours la coagulabilité du sang, mais dans une proportion beaucoup moindre que celle indiquée par Bohr. Cette diminution de la coagulabilité est d'autant plus forte que l'occlusion a duré plus longtemps, et elle progresse beaucoup plus rapidement que la durée de l'occlusion.

Ce fait de la diminution de la coagulabilité suffit à lui seul pour expliquer l'hémorrhagie en nappe qui survient chez l'animal dans la plaie du cou après une heure et quart d'occlusion. Cette hémorrhagie, d'abord très faible, va petit à petit en augmentant de façon à devenir très intense au bout de deux heures. Il n'est pas impossible cependant que l'état de dilatation et l'augmentation de la pression sanguine dans les petits vaisseaux de l'avant-train (¹) y joue un certain rôle en facilitant, jusqu'à un certain point, l'éclosion de l'hémorrhagie : mais l'influence de ces facteurs doit être bien faible si l'on tient compte de l'apparition si tardive de l'hémorrhagie.

Ce fait nous explique encore l'état particulier de la " couenne inflammatoire (²) „ que présente le sang coagulé et qui, à peine visible après une occlusion d'une heure, devient manifeste après celle de deux heures. Grâce à la lenteur de la coagulation, la séparation des globules et du plasma peut se faire en grande partie avant la formation de la fibrine, et, par là, la partie supérieure du coagulum est beaucoup plus pâle et presque incolore.

Quant à la cause de cette moindre coagulabilité du sang, dans l'état actuel de nos connaissances incomplètes sur la coagulation elle-même, il serait difficile d'apprécier, à sa juste valeur, la conclusion de Bohr : " donc le sang qui perd petit à petit sa coagulabilité en passant à travers les poumons la regagne d'une façon constante en passant à travers les intestins et le foie „. Quoi qu'il en soit, il résulte de toute une série d'expériences qu'il doit la regagner plus lentement qu'il ne la perd;

(¹) Cette dilatation des vaisseaux et l'augmentation de la pression sanguine seront démontrées dans le chapitre suivant : *Circulation.*

(²) Léon Fredericq. *Action physiologique des soustractions sanguines*, 1886.

car, en soumettant un chien à une série successive d'occlusions de cinq à vingt minutes, séparées par des désobstructions même plus longues, l'hémorrhagie en nappe n'en survient pas moins manifestement, quoique beaucoup plus tardivement et avec moins d'intensité.

CHAPITRE V. — Circulation sanguine.

A. — Pression sanguine.

Après que Tappeiner (1) eut déjà noté “ que, grâce à une espèce d'accommodation du système vasculaire, une perte sanguine de 3 % du poids du corps n'empêche pas la pression sanguine de rester suffisante pour l'entretien de la vie „ Worm-Müller (2) démontra qu'un animal peut perdre 1.6 à 2.8 % de son sang, sans que la pression soit notablement diminuée, et, réciproquement, recevoir, par transfusion, une assez grande quantité de sang, sans que la pression monte d'une façon appréciable. Plus tard, von Lesser (3), Pawlow (4) et Vinay (5) arrivèrent à des résultats analogues.

Pour expliquer le mécanisme de cette régulation de la pression sanguine, les élèves de Ludwig (Tappeiner, Worm-Müller, von Lesser), tout en reconnaissant un certain rôle aux modifications survenues dans la circulation plasmatique, accordent une importance capitale à l'intervention du système nerveux (6) :

---

(1) Tappeiner. Berichte der sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, 1872, Bd VII, p. 193.

(2) Worm Müller. Berichte der sächsischen, etc., 1873, Bd XXV, p. 572.

(3) Von Lesser. Berichte der sächsischen, etc., 1874-1875, Bd XIV, p. 153. *Ueber die Anpassung der Gefässe an grossen Blutmengen.*

(4) Pawlow. Archiv f. d. ges. Physiologie, XXXVII, p. 73.

(5) Vinay. *Des émissions sanguines dans les maladies aiguës.* Paris, 1880, p. 173.

(6) Worm Müller base sa manière de voir sur la rapidité de la régulation et sur la nécessité de la coexistence d'un système nerveux central intact : lorsque après la section de la moelle dorsale, chez un animal saigné au préalable, on fait la transfusion d'une certaine quantité de sang, on voit la pression monter proportionnellement à la quantité de sang injectée et se maintenir bientôt à un niveau qu'on ne parvient plus à dépasser et qui est inférieur à celui atteint par la même transfusion et beaucoup plus rapidement, chez un animal à moelle intacte.

grâce à celui-ci, probablement par action vaso-motrice, le système vasculaire s'adapte à la quantité de sang qu'il contient, en se rétractant pendant et après la saignée, en se dilatant lors de la transfusion.

C'est E. N. von Regéczy (¹) qui nia le premier l'origine nerveuse de cette régulation et la fit dépendre essentiellement de l'équilibre qui tend à se produire entre deux courants opposés : l'un constitué par la résorption intestinale, la diffusion ou absorption de la lymphe interstitielle et la circulation lymphatique; l'autre, par la filtration du plasma sanguin et les phénomènes d'excrétion du côté des reins et des glandes. Le premier tend à faire monter la pression en augmentant la masse sanguine, l'autre tend à un effet inverse en la diminuant.

Plus récemment, Léon Fredericq (²) a démontré que le mécanisme de la régulation n'existe pas au même degré chez les différents animaux; qu'il est beaucoup moins développé, par exemple, chez le lapin que chez le chien : une saignée de 1 °/₀ du poids dn corps, qui passe inaperçue chez le dernier, suffit à réduire de moitié la pression chez le premier.

Plus récemment encore J. Conhstein et N. Zuntz (³) démontrèrent que les conclusions de von Regéczy sont erronées, parce que cet auteur ne distingue pas assez ce qui, dans ses expériences, doit être attribué à l'endosmose de ce qui est dû à la filtration, et ils conclurent en faveur de la théorie vaso-motrice de Worm-Müller (⁴).

(¹) Von Regéczy. Archiv für die ges. Physiologie, 1885, p. 73.

(²) Léon Fredericq. *Action physiologique des soustractions sanguines,* 1886.

(³) J. Cohnstein et N. Zuntz. Archiv für die ges. Physiologie, Bd XLII. *Untersuchungen über den Flüssigkeitsaustausch*, etc. 1888.

(⁴) Au moment où j'ai terminé la rédaction de ce travail, Johanson et Robert Tigertedt (Mittheilungen vom physiologischem Laboratorium in Stockholm, 1889, Heft 6, p. 331) publient un travail dans lequel ils considèrent les conclusions de Regéczy comme exagérées ; ils se rallient à la théorie vaso-motrice tout en reconnaissant un rôle assez important aux phénomènes de la filtration, et démontrent, par une série de transfusions et saignées, comment le cœur, par l'énergie plus ou moins forte de ses contractions, peut jouer un certain rôle dans la régulation de la pression sanguine.

L'occlusion aortique représente assez bien le tableau d'une forte transfusion dans l'avant-train, celui d'une forte saignée dans l'arrière-train; la désobstruction consécutive réalise assez bien les conditions d'une saignée après transfusion pour le premier, celles d'une transfusion après saignée pour le second.

J'ai donc cru pouvoir utiliser l'expérience de Sténon pour l'étude des modifications de la pression sanguine et du mécanisme de sa régulation (1).

I. — *Modifications de la pression sanguine après une seule occlusion aortique.*

L'occlusion de l'aorte est suivie d'une hausse presque instantanée, brusque et notable de la pression sanguine, qui va en augmentant jusqu'au moment du stade de l'excitation sensitive (2) et devient très considérable pendant ce stade (voir fig. 1 et 2). Elle redescend ensuite plus ou moins rapidement vers un niveau, variable suivant les sujets, mais toujours supérieur à celui de la pression normale, et auquel elle se maintient, avec de légères oscillations, pendant un temps considérable (une heure (3) et davantage).

---

(1) Pour l'étude de ces phénomènes quelques chiens ont été opérés sans anesthésie préalable; d'autres furent au préalable anesthésiés par la morphine (0gr,25 à 0gr,35) afin de contrôler les résultats fournis par les premiers en se mettant à l'abri des influences extérieures (courants d'air, cris, etc.). Dans ce même but aussi j'ai recouru à un dispositif permettant l'injection et l'écoulement du liquide, sans devoir irriter d'une façon quelconque les nerfs sensibles de la plaie.

(2) Ce stade de l'excitation sensitive, caractérisé par les cris plaintifs de l'animal, survient, comme l'a démontré pour la première fois Léon Fredericq, une à deux minutes après le début de l'occlusion, et quelques secondes après l'établissement de la paralysie de l'arrière-train.

(3) Ces résultats sont directement opposés à ceux trouvés par Heinricius chez le lapin (quatre expériences).

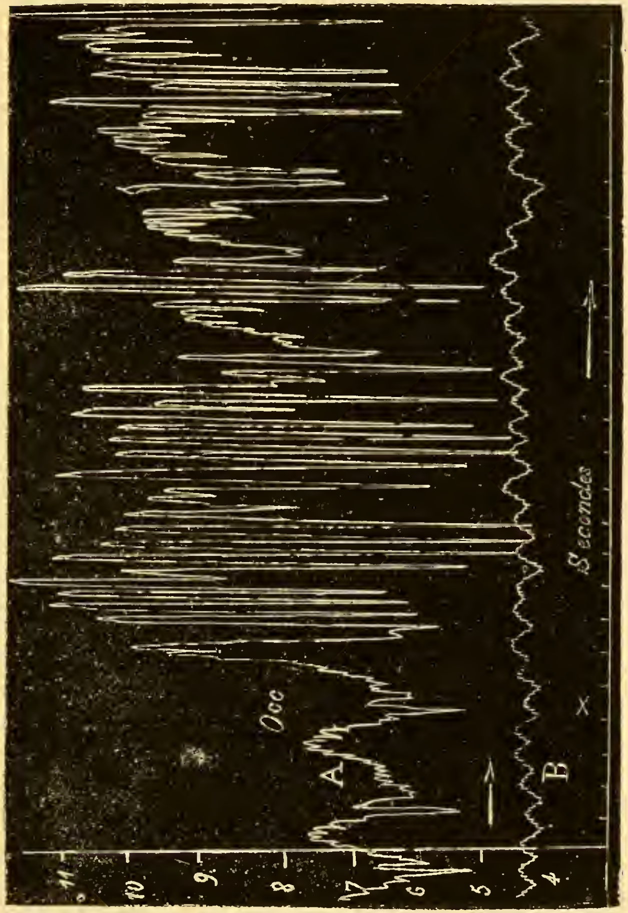


Fig. 1. Graphique de pression carotidienne pris au moment d'une occlusion de l'aorte ; id. après désobstruction de l'aorte. L'horloge à secondes est reportée à une pression de 30 millimètres de Hg (à multiplier par deux pour avoir la pression réelle). A = pression sanguine avant la première occlusion faite à 1 heure 3 minutes $^{1}/_{2}$; Occ., = moment de l'occlusion de l'aorte; B = pression sanguine pendant une désobstruction, après l'occlusion de 19 minutes.

Chien A. — *Poids : 21^{kg},300. Morphine : 0.*

Pression normale (mm. de Hg.).	170						
Durée de l'occlusion	0'5''	3'	4'30''	15'	30'	30'	60'
Pression sang. correspondante.	190	194	182	180	186	184	180

Chien B. — *Poids : 23^{kg},280. Morphine : 0^{gr},25.*

Pression normale	170						
Durée de l'occlusion	0'30''	1'	20'	30'	40'	55'	60'
Pression correspondante . . .	190	206	190	186	202	194	188

Chien C. — *Poids : 22^{kg},930. Morphine : 0^{gr},40.*

Pression normale	54								
Durée de l'occlusion	0'30''	1'	2'	3'	4'	25'	30'	35'	60'
Pression correspondante . .	110	128	166	148	150	126	128	130	126

II. — *Modification de la pression sanguine lors d'une série d'occlusions aortiques.*

Lorsqu'on soumet un chien à une série successive d'occlusions alternant avec des désobstructions, on voit la pression sanguine alternativement monter et descendre.

1° Lors de chaque occlusion postérieure à la première, la pression remonte plus ou moins rapidement et se maintient avec de légères oscillations à un niveau constant, toujours supérieur à celui de la pression normale, et sensiblement égal à celui atteint à la fin de la première occlusion (fig. 3).

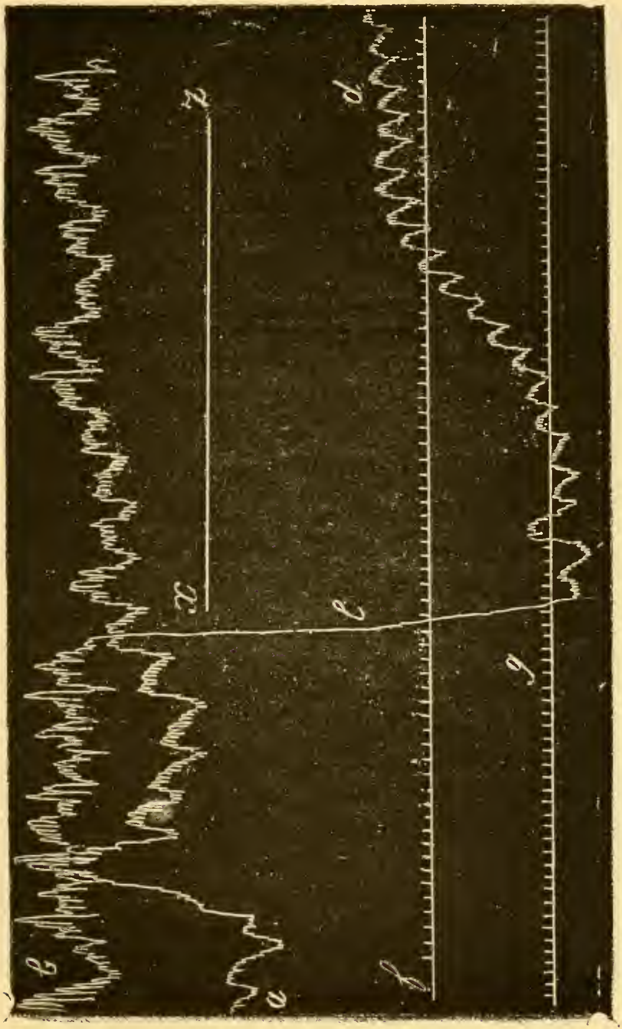


Fig. 2. Effet d'une occlusion et d'une désobstruction aortiques sur la pression carotidienne. xz = niveau de la pression normale.

f = arrêt de l'horloge à secondes indiquant le moment de l'occlusion (11h15') et retardant de 8 millimètres sur le tracé de la pression sanguine ac.
g = arrêt de l'horloge indiquant le moment de la septième désobstruction (12h45') et retardant de 5 millimètres sur la pression bcd.
a = niveau atteint après la désobstruction suivant une première occlusion de 10 min.
c = niveau atteint après la seconde occlusion.
b = niveau atteint après la septième occlusion qui a duré 20 minutes.
e = chute brusque correspondant à la septième désobstruction.
d = niveau maximum atteint après la septième désobstruction.

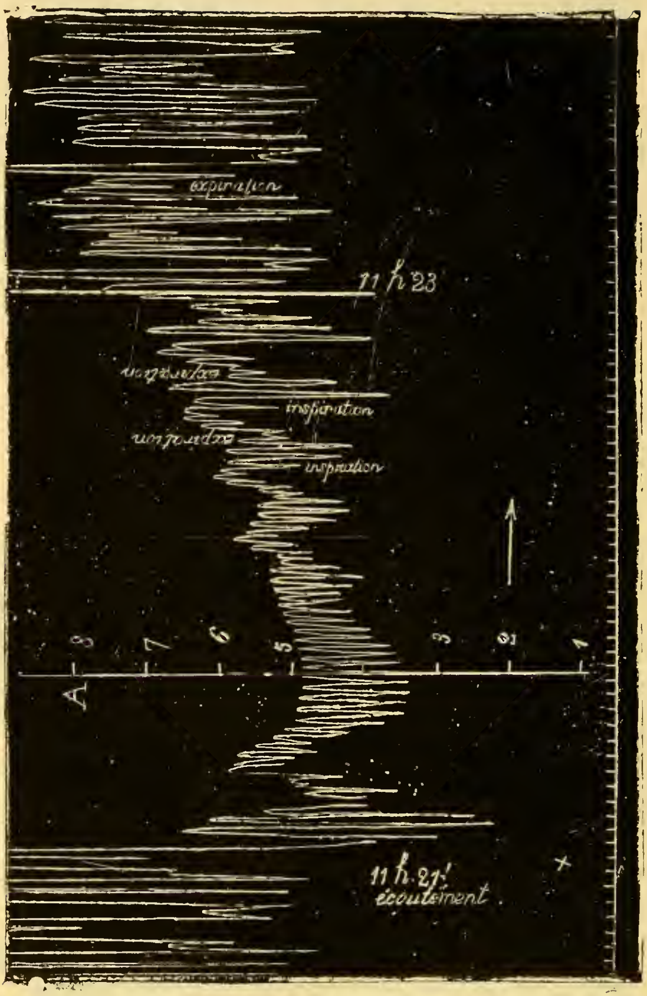


Fig. 3. Graphique de pression carotidienne pris au moment (11 h. 21') d'une désobstruction de l'aorte succédant à une première occlusion de 2 minutes. La pression normale est de 120 millimètres de Hg. En *a* = arrêt jusque 11 h. 23'; A = échelle de la pression sanguine à multiplier par deux pour avoir la pression réelle. Ce graphique montre en même temps l'inversion passagère des oscillations respiratoires immédiatement après la désobstruction. Chien n° 12.

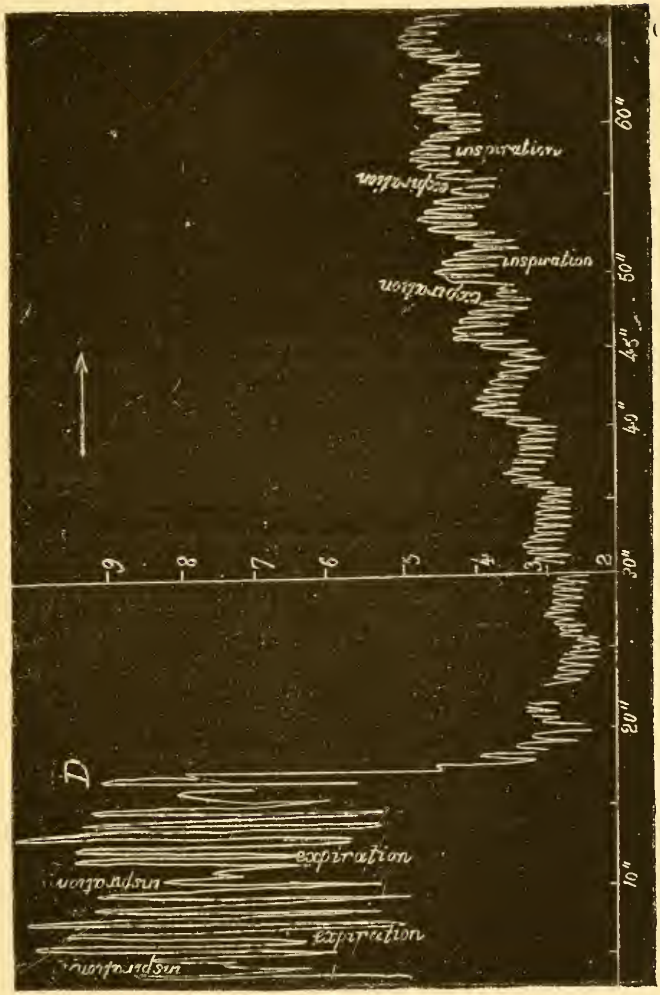


Fig. 1. Graphique de pression carotidienne pris au moment d'une déobstruction (D) succédant à une occlusion antérieure de 20 minutes chez le même chien n° 12. Maintien de la pression au-dessous de la normale; rythme cardiaque absolument uniforme.

L'inversion des oscillations se maintient.

N. B. L'horloge à secondes est reportée à un niveau supérieur (20 millimètres Hg).

2° Après chaque désobstruction survient instantanément une chute brusque de la pression sanguine, chute plus ou moins forte, suivie, au bout de quelques secondes, d’une ascension plus ou moins rapide vers un niveau également plus ou moins élevé, suivant la durée de l’occlusion antérieure.

a. Si l’occlusion antérieure a été très courte, par exemple de trente secondes à cinq minutes, la pression, après une baisse initiale relativement faible, remonte très rapidement de façon à dépasser d’abord la pression normale pour y retourner ensuite et s’y maintenir (fig. 3).

b. Si l’occlusion antérieure a été plus longue, par exemple de cinq à huit minutes, la baisse initiale sera plus forte, et l’ascension consécutive, moins rapide, peut ne remonter que jusqu’au niveau de la pression normale.

c. Si l’occlusion antérieure a duré de dix à quinze minutes, la chute initiale sera très considérable, et l’ascension consécutive, très lente, n’atteindra qu’un niveau notablement inférieur à celui de la pression normale (fig. 2 et 4).

A partir de ce moment la courbe de la pression réalisera toujours le même type, quelle que soit la durée de l’occlusion antérieure.

d. Ces trois types de forme peuvent être reliés entre eux par des formes de transition nombreuses, déterminées par la durée plus ou moins longue de l’occlusion.

Voici quelques tableaux résumant les modifications de la pression constatées lors d’une série d’occlusionss alternant avec des désobstructions :

Chien A. — *Poids : 25^{kg},330. Morphine : 0^{gr},35.*

Pression normale (mm. de Hg). . .	150					
N° d’occlusion et de désobstruction .	I	II	III	IV	V	VI
Durée de l’occlusion	1′	2′	5′	10′	20′	30′
Pression moyenne après l’occlusion .	210	208	214	210	212	206
Durée de la désobstruction	15′	20′	10′	13′	4′	20′
Pression $5''$ après la désobstruction .	116	110	112	110	70	72
Pression moyenne maxima après la désobstruction	160	165	150	130	116	114

Chien B. — Poids : 23 kilog. Morphine : $0^{gr},40$.

Pression normale (mm. de Hg). . .	128					
N° d'occlusion et de désobstruction .	I	II	III	IV	V	VI
Durée de l'occlusion	2'30"	3'	5'	6'	10'	30'
Pression après occlusion	156	154	156	152	158	154
Durée de la désobstruction	13'	7'	14'	11'	20'	20'
Pression moyenne minima après la désobstruction	84	80	70	54	48	5
Pression moyenne maxima après la désobstruction	134	132	130	126	108	110

Chien C. — Poids : $21^{kg},300$. *Morphine :* $0^{gr},0$.

Pression normale (mm. de Hg).	160								
N° d'occlusion et de désobstruction.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Durée de l'occlusion	5'	5'	6'15"	10'	8'30"	6'30"	2'	4'	5'
Pression au début de l'occlusion .	226	34	238	236	228	216	218	220	216
Pression à la fin de l'occlusion. .	230	228	240	228	226	134	136	218	20'
Durée de la désobstruction . . .	17'	22'	12'	15'	1'	2'	10'	3'	138
Pression moyenne maxima après la désobstruction	188	162	162	136	132	134	136	140	

Bref, les modifications survenues dans la pression sanguine peuvent être résumées dans le graphique suivant :

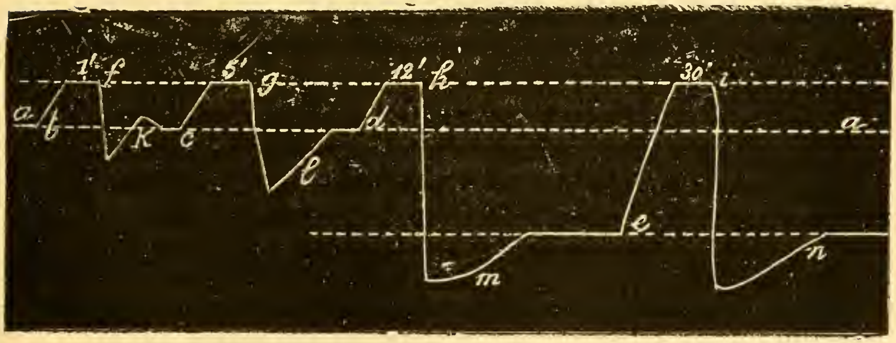


FIG. 5. Figure schématique indiquant l'allure des variations de la pression sanguine après une série d'occlusions (durée 1', 5', 12', 30') et de désobstruction de l'aorte. *a* = niveau de la pression normale. *bcde* = debuts des occlusions de 1', 5', 12', 30'. *fghi* = débuts des désobstructions. *klmn* = courbes de l'ascension consécutive à la baisse initiale.

Donc, la régulation de la pression sanguine est loin de donner les résultats auxquels on aurait pu s'attendre en se basant sur les faits connus jusqu'ici par l'étude de la transfusion et de la saignée chez le chien.

Comment expliquer cette absence, ou plutôt cette insuffisance du mécanisme de la régulation dans les deux théories émises au commencement de ce chapitre ?

1°. *Théorie vaso-motrice.*

Si l'on tient compte, d'abord de la grande quantité de sang que l'occlusion aortique refoule dans l'avant-train de l'animal, et ensuite de ce fait que le champ d'action des centres vaso-moteurs, étendu dans les expériences ordinaires de transfusion à tout l'organisme, se trouve limité, ici à une partie restreinte du corps, et ne comprend plus le champ d'action par excellence des vaso-moteurs, c'est-à-dire le territoire abdominal ; si l'on tient compte de tous ces faits, dis-je, on conçoit aisément que, dans l'avant-train, la masse sanguine soit parvenue à distendre les vaisseaux jusqu'à une limite supérieure à celle que peut produire l'excitation maxima des centres vaso-dilatateurs. De là le maintien prolongé de la pression sanguine au-dessus de la normale.

D'un autre côté, une occlusion prolongée doit produire, par anémie, une paralysie des centres vaso-constricteurs de la moelle lombaire. Cette paralysie et l'élargissement consécutif des vaisseaux portent ici sur un territoire relativement étendu et surtout très important (territoire abdominal). La masse sanguine qui, à peu de chose près est restée la même, en rentrant, lors de la désobstruction, dans ce système, si profondément modifié, ne parviendra donc plus à ramener la pression à son niveau primitif, malgré l'appui que peuvent lui apporter les vaso-constricteurs de l'avant-train (1). La courbe, à ce moment, sera caractérisée par une chute profonde suivie d'une ascension lente et peu prononcée, n'atteignant plus le niveau normal.

---

(1) Car « la quantité totale de sang ne suffit pas, de loin, pour remplir tout l'arbre circulatoire non rétréci, puisque le seul système porte est assez spacieux, chez l'herbivore, pour loger tout le sang du corps. » Voir Léon Fredericq, *Éléments de physiologie*, 1re édit., 1883, p. 128.

Il n'est pas étonnant non plus que cette paralysie soit, tout comme celle de la motilité et de la sensibilité, précédée d'un stade d'excitation pendant lequel tous ces vaisseaux sont, au contraire, rétrécis, et les centres vaso-constricteurs de la moelle lombaire très irritables. Le retour de la masse sanguine dans ce système doit se traduire par une ligne de descente relativement petite, et sera accompagnée d'une réaction immédiate et énergique, caractérisée par une ligne d'ascension rapide pouvant dépasser, momentanément, le niveau de la pression normale.

Enfin, à cause de la lenteur relative du passage du stade d'excitation à celui de la paralysie, ces deux courbes extrêmes seront reliées entre elles par un grand nombre de formes de transition, déterminées par la durée plus ou moins longue de l'occlusion aortique, et parmi lesquelles l'une ou l'autre réalisera le type moyen où la pression remonte jusqu'au niveau normal.

2° *Théorie de von Regéczy.*

En se plaçant au point de vue de cette théorie, l'occlusion aortique produit, dans l'avant-train, les effets d'une transfusion : les facteurs, qui diminuent la masse sanguine et que j'appellerai négatifs, augmentent, tandis que les autres, que j'appellerai positifs, diminuent. De là, rupture d'équilibre entre les deux courants et tendance à la diminution de la pression.

Mais, d'un côté, dans cette région du corps, deux des éléments les plus importants des facteurs négatifs, c'est-à-dire l'élimination par les reins et l'excrétion des glandes, font, l'un complètement, l'autre presque complètement défaut. De plus, le seul élément qui reste, à savoir la filtration, au lieu de pouvoir exercer son action dans toute l'étendue de l'organisme, comme dans les transfusions ordinaires, a ici un champ d'action restreint.

La valeur dont augmentent les facteurs négatifs ne sera donc pas bien forte.

De l'autre côté, dans cette même région du corps, un des principaux éléments des facteurs positifs, c'est-à-dire l'absorption intestinale, fait complètement défaut; les deux autres (diffusion ou résorption lymphatique et circulation lymphatique) ont également leur champ d'action restreint

La valeur dont diminuent les facteurs positifs doit être bien faible également.

Il en résulte, en somme, que la tendance à la diminution de la masse sanguine est réduite à un minimun ; de là la possibilité du maintien de la pression sanguine au-dessus de la normale.

Mais les différentes courbes qui suivent les désobstructions sont beaucoup plus difficiles à expliquer avec les données de cette théorie :

Dans l'arrière-train se produisent, pendant l'occlusion, des modifications directement opposées à celles signalées pour l'avant-train : les facteurs négatifs diminuent, les positifs augmentent ; d'où tendance à l'augmentation de la masse sanguine. Par des considérations analogues à celles de tantôt, on arrivera à la conclusion que la tendance à cette augmentation sera relativement beaucoup plus forte que la tendance à la diminution de la masse sanguine signalée dans l'avant-train.

Qu'arrivera-t-il dès lors après la désobstruction consécutive ?

La masse sanguine aura augmenté dans l'arrière-train d'une quantité supérieure à celle qu'elle a perdue dans l'avant-train. La masse totale sera donc augmentée, et la pression sanguine, après sa chute initiale, remontera au delà du niveau normal. Mais bientôt une nouvelle rupture de l'équilibre, avec diminution consécutive de la masse sanguine, la ramènera à son niveau normal.

Dès lors se trouve expliquée la première courbe de la figure 5.

Si l'on veut, au contraire, admettre que la masse sanguine totale n'ait pas changé, on aura expliqué la seconde courbe, et la première restera inexplicable.

Mais comment expliquer cette troisième courbe et ce maintien constant de la pression au-dessous de la normale ?

Comment encore expliquer cette succession même de phases absolument différentes, sous l'influence de causes qui agissent toujours dans le même sens, mais prolongent leur action pendant un temps plus ou moins considérable ?

La durée plus longue de leur action peut tout au plus renforcer un effet déjà produit par une durée plus courte.

Du reste, le fait seul que la pression sanguine remonte après chaque occlusion à un même niveau constant, quel que soit celui atteint à la fin de la désobstruction précédente, et quelle que soit la durée de cette dernière, ce fait seul, dis-je, prouve que la masse totale du sang ne varie que dans des limites certainement très faibles. Les variations de la masse sanguine, nécessaires pour l'explication des faits, n'existent donc pas.

Donc tous ces phénomènes, à part un seul, de même que leur succession régulière et constante, restent inexplicables dans la théorie de Regéczy.

Peut-être pourrait-on tourner la difficulté en procédant comme le fait du reste Regéczy lui-même (¹) pour expliquer la différence d'action de la transfusion, constatée par Worm-Müller chez des chiens, suivant que leur moelle dorsale a été sectionnée ou est restée intacte, "au bout d'un certain temps la paralysie de la moelle amènerait un élargissement des vaisseaux de l'arrière-train par affaiblissement de leur paroi musculaire : dès lors la même masse sanguine ne suffit plus pour maintenir les parois vasculaires dans le même état de tension, et la pression baissera d'autant plus, dit-il, que cet élargissement même des parois s'accompagnera nécessairement d'une dilatation proportionnelle de leurs pores, c'est-à-dire d'une augmentation de la filtration.

En admettant même cette dernière considération purement hypothétique et erronée (²), comment expliquer ce relâchement même des vaisseaux par paralysie de la moelle, si ce n'est par la paralysie des centres vaso-moteurs ? Regéczy rentre donc forcément dans la théorie vaso-motrice qu'il combat.

Je crois donc pouvoir conclure de ces recherches :

1° Que cette insuffisance de la régulation de la pression sanguine s'explique parfaitement par la paralysie, par anémie

---

(¹) Voir von Regéczy, *loc. cit.*

(²) Voir chapitre : *Circulation lymphatique*, p. 42.

des centres vaso-constricteurs de la moelle lombaire, et que l'intégrité de ces centres est indispensable et suffisante pour le mécanisme normal de cette régulation ;

2° Que si les phénomènes de diffusion, de filtration, d'absorption et d'élimination des liquides de l'organisme peuvent jouer un rôle relativement important dans cette régulation, leur intervention n'est cependant pas indispensable et est parfois insuffisante quand celle des centres vaso-moteurs est supprimée ;

3° Que, tout comme pour les éléments moteurs et sensibles de la moelle, l'anémie peut produire très rapidement la paralysie des centres vaso-constricteurs de la moelle lombaire, et que cette paralysie est toujours précédée d'un stade d'excitation.

B. — OSCILLATIONS RESPIRATOIRES ET FRÉQUENCE DES PULSATIONS CARDIAQUES.

On sait que toute hausse de la pression sanguine est accompagnée d'un ralentissement des pulsations cardiaques, que toute baisse produit leur accélération (1). On sait également (2) que toute baisse notable de la pression sanguine amène une modification profonde dans les oscillations respiratoires de la pression artérielle chez le chien : la pression carotidienne baisse pendant l'inspiration pour remonter pendant l'expiration, alors que les rapports entre les variations de la pression artérielle et de la respiration sont inverses chez le chien intact.

---

(1) Hales. *Hémostatique*, 1774. — Bernstein. Centralblatt für die medicin. Wissensch., 1867. — Marey. *Physiologie médicale de la circulation.* Paris, 1883, (Comptes rendus de la Société de biologie), et *Comptes rendus*, 1873. — Kowalewsky et Adamük. Centralblattt für d. medicin. Wissensch., 1868. — E. Bernhardt. *Untersuchungen über den Nervus depressor bei der Katze.* (Inaugural Dissertat. Dorpat, 1868. — Nawrocki. Warschauer Universitäts Nachrichten, n° 3, 1870. *Ueber den Einfluss des Blutdruckes auf das Centrum der N. vagi.* — Nawrocki et Muraschko. Warschauer Universitäts Nachrichten, n° 2, 1870, p 206. *Ueber die Einwirkung des Blutdruckes auf die Haüfigkeit der Herzschläge.* — François Franck. Travaux du laboratoire de Marey, 1877, III, p. 273.

(2) Mosso. *Ueber den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn.* Leipzig, 1881, et Atti dei Lincei, 7 déc. 1879. — Léon Fredericq. *Influence de la respiration sur la circulation,* Archives de biologie, III, p. 55, 1882, et *Action physiologique des soustractions sanguines*, 1886.

Toutes ces modifications sont attribuées avant tout, sinon exclusivement, à l'action tonique du pneumogastrique et du centre d'arrêt de la moelle allongée, action tonique qui est diminuée par la baisse, exagérée par la hausse de la pression sanguine. C'est la suspension de cette même action tonique qui, comme l'a démontré surtout Léon Fredericq, fait disparaître les inégalités respiratoires du rythme cardiaque et renverse par là les rapports entre les variations de la pression artérielle et de la respiration.

Mes recherches, à ce point de vue, n'ont fait que confirmer ces résultats, mais ont l'avantage de montrer, sous une forme nouvelle et des plus évidentes, les rapports intimes entre ces phénomènes et la pression sanguine.

I° Après l'occlusion aortique, les pulsations cardiaques deviennent moins fréquentes ; leur inégalité respiratoire se maintient suffisamment pour que les oscillations respiratoires, devenues plus étendues, continuent à présenter leur type normal : la pression monte pendant l'inspiration et baisse pendant l'expiration (fig. 4).

Ralentissement des pulsations cardiaques par occlusion aortique.

N° du chien	I	III	IV	VI	VII	XII	XIV
Pouls (en 30″) avant l'occlusion . .	40	14	124	41	41	74	40
Pouls (en 30″) après l'occlusion . .	31	12	70	38	35	70	34

II° Lors d'une désobstruction, on voit survenir, en même temps que la chute de la pression sanguine, au-dessous de la normale, une accélération plus ou moins marquée des pulsations cardiaques, la suppression presque complète de leur inégalité respiratoire, une réduction considérable des oscillations respiratoires et leur inversion complète : la pression monte pendant l'expiration et baisse pendant l'inspiration.

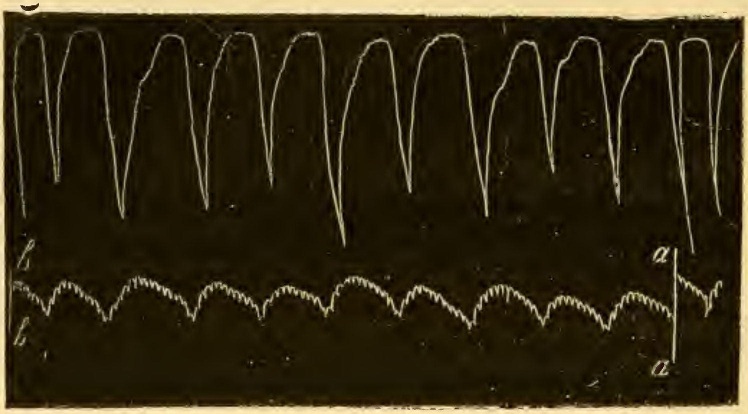


Fig. 6. Rythme cardiaque pendant la huitieme désobstruction.
La pression monte pendant l'expiration.

La durée même de ces modifications varie avec la durée de l'occlusion antérieure : elles sont permanentes si cette dernière a été assez longue pour que la pression sanguine reste constamment au-dessous de la normale (fig. 4 et 6) ; elles ne sont que passagères et peu prononcées si la baisse de la pression sanguine n'est pas permanente : alors on les voit disparaître au fur et à mesure que la pression remonte à son niveau normal.

Accélération du pouls lors d'une désobstruction.

N° du chien	10					12				14		
N° de désobstruction. .	I	II	III	IV	VI	I	II	III	IV	I	II	III
Pouls (en 30″) avant désobstruction	50	46	60	43	52	84	81	66	69	34	45	60
Pouls (en 30″) après désobstruction	78	120	125	65	74	93	90	87	110	63	86	82

III° Quelle que soit la durée des modifications survenues lors d'une désobstruction, l'occlusion suivante, en ramenant la pression au-dessus de la normale, les fait disparaître immédiatement et leur substitue celles constatées lors de la première occlusion.

Ralentissement du pouls par une occlusion succédant à une désobstruction.

N° du chien.	1			11			14		
N° de l'occlusion	II	III	IV	II	III	IV	II	III	IV
Pouls (en 30″) avant l'occlusion . .	139	120	107	85	76	89	57	79	83
Pouls (en 30″) après l'occlusion . .	107	86	82	58	56	61	53	40	49

C. — ÉTAT DE LA CIRCULATION DANS L'ARRIÈRE-TRAIN APRÈS L'OCCLUSION AORTIQUE.

I. — *Distribution du sang.*

La circulation de retour, comme on sait, est due essentiellement à l'impulsion cardiaque ou *vis a tergo*, qui se transmet à travers les capillaires jusque dans les veines; secondairement à l'aspiration du cœur lui-même et surtout du vide thoracique, aux mouvements respiratoires du diaphragme et à la contraction des muscles volontaires (¹).

L'occlusion aortique supprime directement le *vis a tergo* dans tout l'arrière-train; j'ai cru intéressant de rechercher jusqu'à quel point les autres facteurs, secondés du reste par la rétractilité propre des parois vasculaires, arrivaient à chasser le sang de cette région du corps. Le dosage du sang des membres postérieurs et du foie devait me permettre de résoudre cette question.

(¹) Je ne parle pas ici de l'influence de la pesanteur, parce que la position couchée de l'animal dans la gouttière d'opération permet de négliger ce facteur.

Pour faire ce dosage j'ai comparé la teinte de leur sang dilué avec celle d'une solution titrée au millième et préparée avec le sang recueilli du même animal et défibriné au mercure (¹).

J'ai comparé les résultats ainsi obtenus à ceux fournis par les mêmes organes que j'avais enlevés à des animaux non soumis à l'occlusion aortique.

1° *Chiens non soumis à l'occlusion aortique :*

Nº du chien	I	II	I	II
Poids du chien (en grammes)	23,500	21,000		
Organe examiné.	Patte.	Patte.	Foie.	Foie.
Poids de cet organe (en grammes) . . .	3,210	3,300	820	730
Poids de son sang	57.5	50.9	78.1	75.3
Proportion du sang par kilogr. d'organe. .	17.8	15 4	96.4	103.1

2° *Chiens soumis à une occlusion aortique d'une heure :*

Nº du chien	I	II	III	IV	II	III	IV.
Poids du chien (en grammes)	14,592	20,500	23,515	31,000			
Organe examiné . . .	Patte.	Patte.	Patte.	Patte.	Foie.	Foie	Foie.
Poids de cet organe (en grammes)	1,950	2,680	2,900	3,200	552	615	583
Poids de son sang. . .	13.7	15.9	18.0	18.2	48.1	50.0	49.4
Proportion du sang par kilogr. d'organe. . .	7.0	5.9	6.2	5.6	86.9	81.2	84.7

(¹) Procédé opératoire. — a) *Membre postérieur* : Une canule en verre est fixée dans l'artère fémorale gauche, et le membre postérieur correspondant est désarticulé rapidement au niveau de l'articulation coxofémorale. On lave la surface de section à grande eau, et l'on place le membre dans un grand bocal, où il est soumis à une irrigation continue, faite par l'artère fémorale, sous une pression de deux mètres; le liquide de lavage est formé d'abord par quatre litres d'une solution de Nacl à $^1/_2$

En comparant les différents chiffres de ces deux tableaux, on voit :

1° Que, malgré la suppression du *vis a tergo*, il s'est produit, dans ces deux espèces d'organes, une diminution réelle de la proportion de sang;

2° Que cette diminution est relativement notable pour les membres postérieurs, mais presque nulle pour le foie.

Je crois pouvoir attribuer cette différence aux deux circonstances suivantes :

a. A ce que les contractions musculaires ont, sur la circulation de retour, une influence beaucoup plus marquée que l'aspiration thoracique et les mouvements du diaphragme. Les membres postérieurs sont presque exclusivement sollicités par les premières, très prononcées pendant le stade de l'excitation motrice; le foie est presque exclusivement sollicité par les seconds, dont l'effet utile est encore affaibli, parce que leur influence sur les vaisseaux est ici en partie détruite par la résistance du parenchyme hépatique lui-même.

b. A la différence anatomique des parois vasculaires de ces deux organes. En effet, la tendance des vaisseaux à s'adapter à leur contenu de façon à le soumettre à une pression égale à la normale est, pour la circulation de retour, un facteur qu'on ne peut négliger dans le cas présent où les centres vaso-constricteurs passent par un stade d'excitation prononcée. Or, ce facteur aura un effet beaucoup moins considérable dans le foie, où les vaisseaux sont maintenus béants par l'adhérence de leurs parois au parenchyme hépatique dur et résistant, que dans les membres postérieurs, où les vaisseaux ne sont que très lâchement unis aux tissus voisins, qui, eux-mêmes, sont beaucoup moins rigides.

---

pour mille, et ensuite par de l'eau ordinaire jusqu'à ce que celle-ci revienne incolore.

b) *Foie* : Le foie est extirpé, une ligature appliquée sur le conduit cholédoque et une canule en verre fixée dans la veine cave. L'organe est lavé superficiellement à grande eau; une ligature est appliquée sur la plupart des veines sushépatiques pour ralentir le courant du liquide de lavage, et l'irrigation est faite comme pour le membre postérieur, par la veine cave. A la fin de l'opération la ligature des veines sushépatiques est enlevée.

II. — *Circulation collatérale.*

La proportion de sang retrouvée dans l'arrière-train, après l'occlusion aortique, est, en somme, plus considérable qu'on n'aurait pu le croire *à priori*.

En présence d'un tel résultat, j'ai voulu rechercher si la proportion de sang retrouvée dans les membres postérieurs est un simple reste du sang contenu dans les vaisseaux au moment même de l'occlusion, ou si elle est due, en partie au moins, à ce que du nouveau sang vient s'y ajouter par des voies collatérales. Le peu de développement de ces voies au niveau de la base du thorax aurait pu faire rejeter cette dernière hypothèse.

Pour résoudre la question, j'ai employé le procédé qu'inventa Hering (¹) pour déterminer expérimentalement le temps que met le sang à parcourir l'arbre circulatoire, avec certaines modifications préconisées par Hermann.

Après une occlusion aortique d'une heure, j'injecte lentement, et sous une faible pression, 50 centimètres cubes d'une solution

---

(¹) **Hering** (*Versuche die Schnelligkeit des Blutumlaufs*, etc. Zeitschrift für Physiologie, Bd. III, p. 85, 1829) injecte chez le cheval, dans l'une des veines jugulaires, une solution de ferro-cyanure de potassium ; par l'autre veine jugulaire il recueille de cinq en cinq secondes un échantillon de sang. Il laisse reposer ce dernier pendant vingt-quatre heures et en recueille le sérum dont il dépose quelques gouttes sur du papier blanc. Une goutte d'une solution de sulfate de fer à 12 °/₀, déposée sur le papier ainsi préparé, y produit une coloration bleue dès que le ferro-cyanure, injecté dans l'une des veines, est arrivé à se mêler au sang recueilli de l'autre.

Vierordt (*Die Erscheinungen und Gesetze der Stromgeschwindigkeiten*, etc., p. 55, 1858) modifia le procédé en s'aidant d'un appareil qui rendît l'exécution plus facile et la détermination du temps plus précise. Il recommande de prendre toujours une solution de ferro-cyanure bien récente, et substitue le chlorure de fer au sulfate du même métal. Après avoir mélangé le sang recueilli à une quantité égale de noir animal, il broie le tout avec environ 15 centimètres cubes d'eau, fait bouillir, filtre et traite le filtrat par un peu d'acide chlorhydrique et une goutte de chlorure de fer. La réaction tarde un peu à se faire et se montre sous forme d'anneaux bleus après évaporation du liquide.

Enfin, **Hermann** (Archiv. f. d. ges. Physiologie, 1884, Bd 33) modifia à son tour le procédé de Hering de façon à le rendre applicable aux cas où l'on ne dispose pas d'une quantité assez grande de sang, nécessaire pour l'exécution des procédés précités. C'est ce procédé que j'ai suivi.

récente de ferro-cyanure de sodium à 10 °/₀ dans le bout central de la veine jugulaire externe droite. Les échantillons de sang sont recueillis, de trois en trois minutes, du bout périphérique de la veine fémorale droite, dans laquelle j'ai fixé au préalable une canule en verre.

La petite quantité de sang est reçue sur un fragment de papier à filtrer qu'on laisse sécher et qu'on projette ensuite dans un peu d'eau bouillante : celle-ci coagule les matières albuminoïdes et entraîne les matières solubles, y compris le ferro-cyanure de sodium. On maintient l'ébullition pendant quelques minutes et on laisse refroidir. Finalement on décante et l'on ajoute au liquide clair ainsi obtenu quelques gouttes d'une solution diluée de chlorure de fer et une goutte d'acide chlorhydrique. Si le liquide contient du ferro-cyanure, sa présence est décelée par l'apparition d'une belle teinte bleue qui tarde un peu à se produire.

Par ce procédé, on peut se convaincre qu'après une occlusion aortique d'une heure, le ferro-cyanure reparaît dans le sang de la veine fémorale au moins six à neuf minutes après son injection dans la veine jugulaire externe.

Il en résulte que la circulation collatérale présumée existe réellement et est beaucoup plus énergique qu'on n'aurait pu le croire.

CHAPITRE VI. — CIRCULATION LYMPHATIQUE.

On considère généralement la lymphe comme provenant des liquides exsudés, par filtration, des vaisseaux sanguins dans les interstices des tissus, d'où elle est reprise par les vaisseaux lymphatiques pour être déversée dans les grosses veines, près de leur embouchure dans le cœur.

On admet généralement aussi que cette filtration, et par conséquent l'activité de la circulation lymphatique, est en rapport direct avec la pression sanguine elle-même.

Cette manière de voir était basée sur des considérations théoriques, mais ne reposait sur aucune preuve expérimentale directe, quand Paschutin (¹) démontra, par une série d'expériences faites sur la circulation lymphatique du membre antérieur de chiens curarisés, que la circulation lymphatique n'est influencée en rien, ni par la congestion active, due à la section des nerfs du membre et de la moelle cervicale, ni par l'élévation notable de la pression sanguine due à l'excitation électrique de ces mêmes éléments nerveux.

Il arriva ainsi à la conclusion que, contrairement à l'opinion admise jusqu'alors, l'énergie de la circulation lymphatique n'offre pas le moindre rapport avec celle de la circulation sanguine, pas plus qu'avec le niveau de sa pression.

Bientôt Emminghaus (²) reprit quelques-unes de ces expériences sur le membre postérieur de chiens anesthésiés par la morphine, et arriva à des résultats analogues; d'après lui, notamment, la ligature des veines augmente notablement l'écoulement de la lymphe, tandis que la constriction des artères ne la réduirait nullement.

Ces deux auteurs prirent, comme terme de comparaison, le volume de lymphe écoulé en un temps déterminé. Pour assurer l'écoulement qui est absolument nul quand le membre est au repos, Paschutin imprima au membre des mouvements passifs réguliers, exécutés par une machine spéciale; Emminghaus préféra recourir à des expressions faites directement à la main.

En présence de résultats aussi surprenants, j'ai voulu rechercher l'influence de l'occlusion aortique sur la circulation lymphatique de l'arrière-train. Dans ce but, le canal thoracique est mis à nu près de son embouchure dans la veine sous-clavière gauche, et une canule salivaire (modèle de Claude Bernard) est fixée dans son bout périphérique. Un tube en caoutchouc, très court, relie cette canule à un tube en verre, long de 22 centimètres et de 4 millimètres de diamètre intérieur. Ce

---

(¹) Berichte der sächsischen Gesellsch. der Wissenschaften, 1873, p. 95.
(²) Id. id. 1873, p. 396.

dernier, placé le long de la tête de l'animal, dans la direction du canal thoracique, repose par son extrémité libre sur un point d'appui fixe destiné à lui donner la même inclinaison, presque horizontale, pendant toute la durée de l'expérience.

Comme l'écoulement de la lymphe se fait dans ce cas spontanément, sans qu'il soit nécessaire d'imprimer des mouvements quelconques aux membres, ce procédé devient beaucoup plus simple et est certainement moins sujet à des causes d'erreur que celui utilisé par Paschutin et surtout par Emminghaus.

Tout comme ces derniers, j'ai voulu d'abord prendre comme terme de comparaison le volume de lymphe écoulé en un temps déterminé. Mais la coagulation trop rapide de la lymphe à l'intérieur des conduits rend ce procédé de mensuration difficile et, surtout, peu exact.

J'ai donc préféré prendre comme terme de comparaison le temps que met la lymphe à remplir une longueur déterminée du tube en verre, limitée par deux points de repère fixes et d'une étendue d'environ 20 centimètres. Chaque fois que le tube en verre a été rempli, on le retire et on le vide en soufflant fortement par une de ses extrémités; et la canule salivaire est nettoyée également par un fil de fer avant de procéder à une nouvelle mensuration.

On soumet ensuite l'animal à une série successive d'occlusions aortiques, et l'on fait un certain nombre de ces mensurations avant la première occlusion, ainsi que pendant les occlusions et désobstructions suivantes.

Chaque fois qu'on opère dans ces conditions, on obtient un résultat analogue à celui résumé dans le tableau suivant et emprunté au chien n° 13.

De l'examen de ce tableau résulte :

1° Lors de chaque occlusion aortique, la circulation lymphatique de l'arrière-train diminue brusquement et se trouve arrêtée complètement au bout d'une minute environ ;

2° Lors de chaque désobstruction aortique, la circulation lymphatique de l'arrière-train renaît immédiatement et atteint,

Durée de l'écoulement avant la première occlusion :
40″, 50″, 55″, 45″.

Nº d'occlusion	DURÉE de l'occlusion.	DURÉE de l'écoulement pendant l'occlusion.	Nº de la désobstruction.	DURÉE de la désobstruction.	Nº d'observation.	DURÉE de l'écoulement pendant la désobstruction.
I	2′30″	Le tube ne se remplit que dans les 3/4 de sa longueur; arrêt complet de l'écoulement au bout de 1′.	I	13′	1	1′00
					2	0 50
					3	1 0
					4	0 55
II	3′	Le tube se remplit à moitié; arrêt complet de l'écoulement après 50″.	II	7	1	0 59
					2	0 50
					3	0 55
III	5	Arrêt complet de l'écoulement au bout de 60″.	III	14	1	1 5
					2	0 58
					3	0 53
IV	7	Arrêt complet de l'écoulement au bout de 40″.	IV	11	1	1 10
					2	1 5
					3	1 8
V	10	Arrêt complet de l'écoulement au bout de 55″.	V	20	1	1 18
					2	1 29
					3	1 16
VI	20	Arrêt d'écoulement au bout de 38″.	VI	20	1	1 15
					2	1 23
					3	1 18

N.-B. — L'occlusion nº IV est suivie d'un début de paralysie des centres vaso-moteurs de la moelle lombaire; cette paralysie est complète après la Vᵉ occlusion. Dès lors, la pression sanguine reste notablement abaissée pendant la désobstruction.

au bout de trente secondes à une minute, une intensité variable avec le niveau plus ou moins élevé qu'atteint la pression sanguine :

Si celle-ci retourne à son niveau normal, l'intensité redevient rapidement ce qu'elle était avant la première occlusion (exemples I, II et III du tableau) ; si elle reste au-dessous de la normale, l'activité de la circulation lymphatique reste un peu moindre (exemples V et VI du tableau).

Notons que ce dernier cas correspond précisément au moment où Regéczy suppose les vaisseaux élargis, leurs pores dilatés et la filtration augmentée. Cette hypothèse est donc en contradiction directe avec l'expérimentation.

Donc, dans toutes ces expériences, l'activité de la circulation lymphatique a paru réglée avant tout et directement par le niveau de la pression sanguine (1).

CHAPITRE VII. — Respiration.

Lorsqu'on soumet un chien, anesthésié ou non par la morphine, à une série successive d'occlusions aortiques et de désobstructions, on constate, du côté de la respiration, des modifications très intéressantes. Lors de chaque occlusion, les mouvements respiratoires deviennent plus lents, surtout au bout de quelques secondes ; la courbe des inspirations et celle des expirations descendent pendant quelques secondes au-dessous de la normale (voir fig. 8). Lors de chaque désobstruction, les mouvements respiratoires deviennent plus accélérés ; la courbe des inspirations descend fortement au-dessous de la normale, celle des expirations remonte légèrement au delà de la normale (voir fig. 7).

---

(1) Ce procédé opératoire constitue certainement un moyen d'étude de la lymphe et de sa circulation, qui se rapproche le plus des conditions normales et permettra d'élucider plusieurs questions intéressantes. Le temps et le matériel m'ont fait défaut : je me propose de reprendre plus tard cette étude.

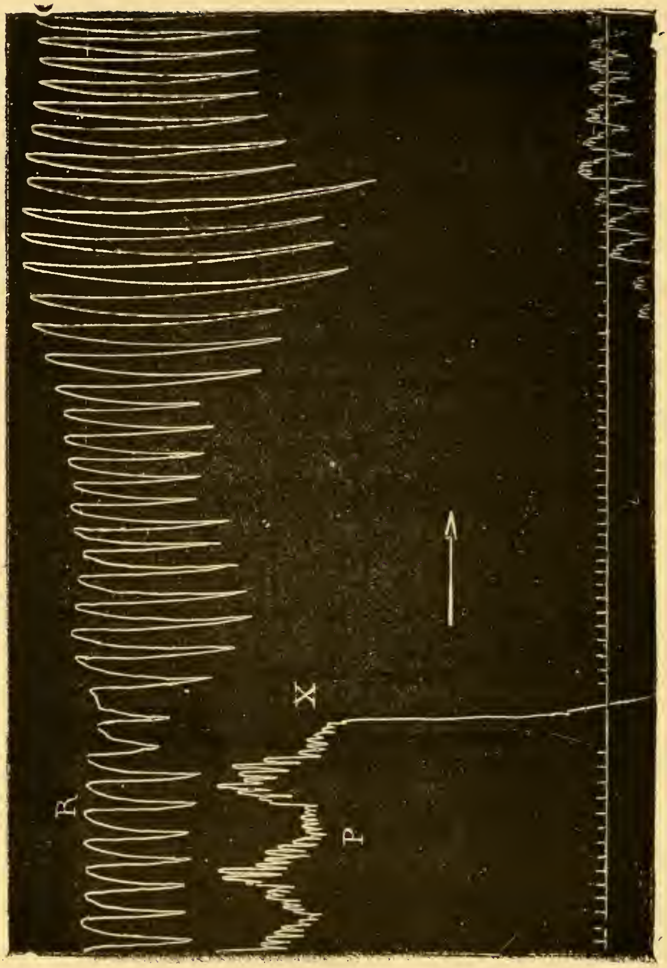


Fig. 7. Modification du rythme respiratoire R sous l'influence de la chute de la pression aortique P, due à la désobstruction de l'aorte. En X, on fait la huitième désobstruction aortique.

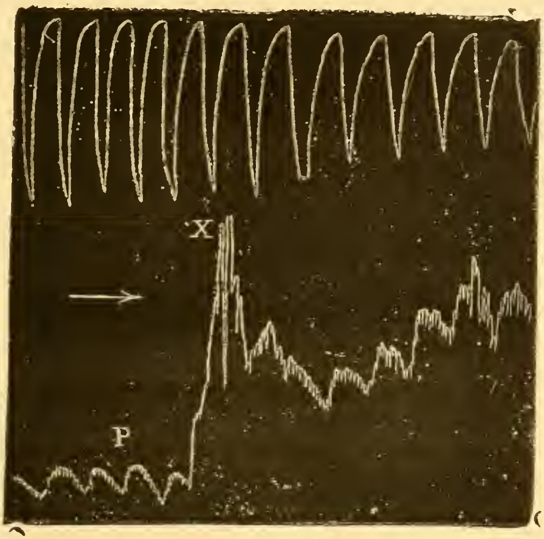


FIG. 8. Modification du rythme respiratoire (ligne supérieure) sous l'influence de l'occlusion de l'aorte. Ligne inférieure : pression artérielle.
En X se fait la neuvième occlusion aortique.

Donc :

1° Lors de chaque occlusion aortique, se produit immédiatement une tendance passagère à l'apnée, disparaissant au bout de quelques minutes et parfois même au bout de quelques secondes, malgré le maintien de la pression sanguine au-dessus de la normale.

Cette tendance à l'apnée est caractérisée tantôt par un ralentissement notable des mouvements respiratoires, leur profondeur restant la même, tantôt par un ralentissement moins marqué, mais combiné à une réduction plus ou moins prononcée de leur profondeur. Cette dernière porte le plus souvent sur les inspirations et en même temps, quoique plus faiblement, sur les expirations ; moins souvent elle porte exclusivement sur les premières et presque jamais exclusivement sur les secondes ;

2° Après chaque désobstruction aortique se produit immédiatement de la dyspnée, d'habitude plus accentuée et un peu plus prolongée que l'apnée de l'occlusion, mais également passagère, quel que soit le niveau auquel descend et remonte la pression sanguine.

Cette dyspnée est caractérisée par une accélération et surtout par une plus grande profondeur des mouvements respiratoires; cette dernière porte toujours sur les inspirations et les expirations, mais beaucoup plus sur les premières que sur les secondes, de sorte que la courbe expiratoire monte toujours légèrement, en même temps que la courbe inspiratoire baisse fortement (1).

Ces faits me semblent fournir une nouvelle preuve à l'appui de la théorie de Rosenthal sur la régulation des mouvements respiratoires, théorie si vivement combattue depuis quelques années par Hoppe-Seyler, Markwald, Mosso et d'autres. D'après elle, le degré d'activité des centres respiratoires et l'énergie de la ventilation pulmonaire, qui en est la conséquence, sont réglés à chaque instant par les besoins respiratoires de l'organisme : c'est la qualité ou la quantité du sang, baignant la moelle allongée, qui sert de régulateur par sa teneur en O et CO^2.

Or, dans l'expérience envisagée :

1° Lors de chaque occlusion aortique la grande masse de sang artérialisé, refoulée brusquement dans l'avant-train, augmente la quantité d'O de la moelle allongée : de là, diminution de l'activité du centre respiratoire et tendance à l'apnée ;

2° Après chaque désobstruction aortique se produit, en quelque sorte, une saignée brusque et copieuse de l'avant-train : de là, pénurie d'O pour la moelle allongée, excitation exagérée du nœud vital de Flourens et dyspnée ;

3° Dans les deux cas, ces modifications mêmes de la ventilation pulmonaire, combinées au ralentissement du pouls dans le premier cas et à son accélération dans le second, ne tardent pas à ramener la teneur en O à sa proportion normale : de là, retour à une excitation normale et eupnée.

---

(1) Ces modifications diffèrent assez bien de celles signalées par Gad (Verhandlungen d. physiolog. Gesellschaft zu Berlin, 1885-86, n° 9) à la suite d'une saignée non mortelle ; là il n'y a qu'une simple ampliation des mouvements respiratoires sans accélération, et de plus la courbe des expirations baisse en même temps, quoique plus faiblement, que celle des inspirations.

CHAPITRE VIII. — THERMOMÉTRIE.

Influence de l'occlusion aortique sur la calorification dans l'arrière-train.

Il est établi par les expériences physiologiques (de Marschall Hall, Chorazewski, von Bärensprung et Gatruck (1)) aussi bien que par les observations cliniques (de Traube, Maurice, Billet, Thomas, Lorain, Niemeyer (2)) que la saignée a généralement pour effet d'abaisser la température interne, et que cet abaissement, peu marqué dans une saignée ordinaire, n'acquiert de véritable valeur qu'à la suite de déplétions sanguines copieuses et répétées.

“ Cette diminution de la température, dit Léon Fredericq (3), est un fait brut dont la signification nous échappe pour le moment. En effet, l'étude de la température ne se confond pas avec celle de la calorification : la température interne peut diminuer sans que la quantité de chaleur produite ait subi le plus léger changement „, et réciproquement, pourrait-on ajouter, la quantité de chaleur produite peut diminuer sans que la température interne change. Car l'état seul des vaisseaux de la peau, dont le rétrécissement amène un ralentissement de la circulation cutanée avec une diminution proportionnelle de la perte de chaleur par rayonnement et par contact, et dont la dilatation, au contraire, augmente la perte de calorique par un effet inverse, cet état seul des vaisseaux cutanés peu profondément modifier la température interne, alors que la production de chaleur est restée la même ou est même modifiée dans un sens opposé.

---

(1) MARSHALL HALL. Archives générales de médecine, II, p. 370, 1883. — CHORAZEWSKI, *Untersuchungen über den Einfluss des Aderlasses auf die Körpertemperatur* (Dissertation, Greifswald, 1874). — BÄRENSPRUNG, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1851, p. 126. — GATRUCK, Centralblatt f. d. medicinischen Wissenschaften, 1871, nº 53, p. 833.

(2) TRAUBE. Goschen's deutsche Klinik, 1851, nº 9. — MAURICE. *Des modifications morbides de la température animale dans les affections fébriles* (Thèse de Paris, 1855). — BILLET. *Étude clinique sur la température*, etc. (Thèse de Strasbourg, 1869). — THOMAS. *Ueber die Temperaturverhältnisse bei croupöser Pneumonie* (Arch. d. Heilkunde, V, pp. 30-36). — LORAIN. Journal de l'anatomie et de la physiologie de Charles Robin, 1870-71, vol. VII, p. 336. — NIEMEYER. *Ueber das Verhalten der Eigenwärme bei gesunden und kranken Menschen*. Berlin, 1869.

(3) LÉON FREDERICQ. *Action physiologique des soustractions sanguines*, 1886.

Dès lors, comme le fait observer Hayem (¹), les recherches thermométriques ne sauraient, en aucune façon, nous renseigner sur les modifications que la saignée imprime aux processus de calorification.

Ces objections à la thermométrie, parfaitement justes, perdraient la plus grande partie de leur valeur, si chez un animal placé dans un mileu constant on arrivait à maintenir les vaisseaux dans un état invariable, de façon à réduire la perte de chaleur par rayonnement et par contact à une valeur quelconque, mais constamment et directement proportionnelle à l'excès de la température du corps sur celle du milieu ambiant.

L'occlusion aortique, en supprimant presque complètement toute circulation sanguine dans l'arrière-train et en produisant la paralysie des centres vaso-moteurs de la moelle lombaire, réalise ces conditions, et j'ai cru intéressant de rechercher les modifications que subit dans ce cas la température anale :

(¹) Hayem. *Leçons sur les modifications du sang sous l'influence des agents médicamenteux et des pratiques thérapeutiques. Émissions sanguines*, etc. Paris, 1882, t. XXVI, p. 541.

Chien n° 2.

Temps compté à partir du début de l'occlusion	0	30′	40′	65′	1h45′
Température anale	38°,2	37°,8	37°,0	36°,5	36°,2
Abaissement de cette température.	0	0,4	1,2	1,7	2,0

Chien n° 3.

Temps compté à partir du début de l'occlusion	0	39′	49′	57′	1h17′	1h26′
Température anale	39°,5	39°,0	38°,6	38°,4	37°,4	37°,0
Abaissement de cette température.	0	0,5	0,9	1,1	2,0	2,5

Chien n° 4.

Temps compté à partir du début de l'occlusion	0	5′	24′	60′	1h15″
Température anale	40°,0	40°,0	39°,6	39°,0	38°,2
Abaissement de cette température.	0	0	0,4	1,0	1,8

Chien n° 6.

Temps compté à partir du début de l'occlusion	0	31′	40′	45′	58′	1h38″	2h15′
Température anale	37°,8	37°,4	37°,2	37°,0	36°,5	35°,5	34°,0
Abaissement de cette température.	0	0,4	0,6	0,8	1,3	2,3	3,8

Chien n° 7.

Temps compté à partir du début de l'occlusion	0	30′	55′	1h31′	2h0′	2h40′	3 26′
Température anale	37°,6	37°,3	36°,6	35°,0	33°,8	32°,1	30°,6
Abaissement de cette température.	0	0,3	1,0	2,6	3,8	5,5	7,0

L'examen de ce tableau (1) montre que la température anale baisse notablement à la suite de l'occlusion aortique et que cette baisse va en augmentant avec la durée de l'occlusion, de façon à suivre une courbe à convexité supérieure.

Comment expliquer cette baisse si considérable et la forme de sa courbe ?

A priori, cette chute de la température pourrait être attribuée, soit à une exagération dans la perte de chaleur par la dilatation paralytique des vaisseaux cutanés, soit à une diminution dans la production de chaleur par l'anémie des tissus, soit enfin à ces deux causes réunies (2).

1° *Dans la première hypothèse :* la baisse pourrait difficilement être si notable, vu le peu d'activité de la circulation cutanée, et de plus sa courbe serait à convexité inférieure, puisque la perte de chaleur diminue au fur et à mesure que le refroidissement progresse.

2° *Dans la seconde hypothèse :* on s'explique aisément l'importance de la chute totale de la température, vu le degré profond d'anémie des tissus et la suppression presque totale de la circulation. Mais sa courbe spéciale à convexité supérieure ne s'explique qu'en admettant que la production de chaleur se maintient encore un petit temps, puis diminue progressivement et de plus en plus fortement, avec la durée de plus en plus longue de l'occlusion aortique. Car un arrêt brusque de la production de chaleur nous conduirait au mode de refroidissement de la première hypothèse et donnerait une courbe à convexité inférieure.

3° *Dans la troisième hypothèse :* la courbe à convexité supérieure ne s'explique qu'en admettant une prépondérance notable du facteur admis dans la seconde hypothèse sur celui de la première.

---

(1) Les chiffres de ce tableau sont un peu inférieurs à ceux trouvés par Spronck chez le lapin : là, la baisse est de 2°.9 à 5°.5 pour une occlusion d'une heure.

(2) Je suppose la température du milieu ambiant constante : ce fait n'est pas absolument exact ; mais les modifications de cette température étaient très faibles, et, dans tous les cas, ne peuvent modifier en rien les conclusions de ce raisonnement.

Je crois donc pouvoir conclure de cette analyse que, dans l'occlusion aortique, la température anale peut nous renseigner réellement sur les modifications imprimées, par l'arrêt de la circulation, aux processus de calorification ; que la réduction totale de ces processus est assez considérable et se fait d'abord lentement, puis de plus en plus rapidement avec la durée de plus en plus longue de l'occlusion.

CHAPITRE IX. — Résumé.

Chapitre III. — *Motilité, sensibilité et fonctions des sphincters anal et vésical.*

1° L'occlusion de l'aorte produit toujours, dans l'arrière-train, quatre phases bien distinctes se succédant dans l'ordre suivant : excitation motrice, paralysie motrice, excitation sensitive, anesthésie ;

2° Les sphincters anal et vésical passent également par un stade d'excitation manifeste avant d'être paralysés ; ce stade d'excitation débute vers la fin de l'excitation motrice et se termine après l'établissement de la paralysie motrice, mais avant le début de l'excitation sensitive ;

3° Lors de la suppression de l'occlusion, la sensibilité reparaît longtemps avant la motilité et les fonctions des sphincters ; ce retour n'est plus guère possible après une occlusion de plus de vingt minutes.

Donc les éléments sensitifs de la moelle lombaire résistent plus longtemps à l'anémie que les éléments moteurs, et ceux-ci moins longtemps que les centres ano-spinal et vésico-spinal.

Chapitre IV. — *Sang.*

A. *Matériaux solides du sang.*

Une occlusion aortique d'une heure est accompagnée d'une condensation des matériaux solides du sang de l'avant-train, et cette condensation est directement proportionnelle à la densité même que présentait le sang avant l'occlusion.

B. *Coagulabilité.*

L'occlusion aortique diminue réellement la coagulabilité du sang, mais dans une proportion beaucoup moindre que celle fixée par Bohr : le retard de la coagulation est de vingt-cinq secondes pour une occlusion de vingt-cinq minutes, d'une minute cinquante-six secondes à six minutes cinquante secondes pour une occlusion d'une heure, et de cinquante minutes cinquante secondes à cinquante-six minutes trente secondes pour une occlusion de deux heures.

Cette diminution de la coagulabilité du sang nous explique l'hémorrhagie en nappe qui survient dans la plaie du cou après une occlusion d'une heure quinze minutes, et la “ couenne inflammatoire „ du coagulum après une occlusion d'une à deux heures.

Chapitre V. — *Circulation sanguine.*

A. *Pression sanguine.*

1° Contrairement à l'opinion de Henricius l'occlusion aortique est toujours accompagnée d'une hausse instantanée, brusque et notable de la pression sanguine; cette hausse devient très considérable pendant le stade de l'excitation sensitive et retourne ensuite plus ou moins rapidement à un niveau notablement supérieur à celui de la pression normale, et auquel elle se maintient pendant une heure, et davantage :

2° La suppression de l'occlusion aortique est suivie d'une chute brusque et instantanée de la pression sanguine, chute plus ou moins forte et suivie d'une ascension plus ou moins rapide et plus ou moins forte, pouvant dépasser, atteindre le niveau normal ou lui rester inférieure, suivant la durée plus ou moins longue de l'occlusion antérieure, c'est-à-dire suivant l'état d'excitation ou de paralysie des centres vaso-constricteurs de la moelle lombaire ;

3° Les centres vaso-constricteurs de la moelle lombaire sont paralysés par une anémie de douze à seize minutes; leur paralysie est précédée d'un stade d'excitation, tout comme celle des autres centres de la moelle, mais leur résistance à l'anémie est plus forte que celle de ces derniers, y compris les éléments sensitifs ;

4° Le mécanisme de la régulation de la pression sanguine est dû essentiellement à l'action vaso-motrice des centres nerveux ; la diffusion et la filtration des liquides de l'organisme peuvent y jouer un rôle important, mais qui reste secondaire.

B. *Oscillations respiratoires de la pression sanguine et fréquence des pulsations cardiaques.*

1° La hausse de la pression sanguine qui suit l'occlusion aortique est accompagnée d'un ralentissement et d'une ampliation des pulsations cardiaques, et du maintien de leurs inégalités respiratoires, et du type normal des oscillations respiratoires : la pression monte à l'inspiration et baisse à l'expiration ;

2° Après la suppression de l'occlusion aortique, surviennent en même temps que la chute de la pression sanguine : une accélération des pulsations cardiaques et une réduction de leur ampleur ; la suppression complète de leur inégalité respiratoire ; une réduction notable des oscillations respiratoires et leur inversion complète : la pression monte à l'expiration et baisse à l'inspiration ;

3° Ces dernières modifications sont constantes ou passagères, suivant que la pression se maintient au-dessous, ou retourne au niveau de la pression normale ;

4° Quelle que soit la durée des modifications survenues après la suppression de l'occlusion, une occlusion ultérieure les supprime immédiatement et leur substitue celles constatées après la première occlusion.

C. *Etat de la circulation dans l'arrière-train après une occlusion aortique.*

I° *Distribution du sang.*

A la suite de l'occlusion aortique d'une heure, la proportion de sang retrouvée dans les membres postérieurs et dans le foie est diminuée ; pour les premiers, cette diminution est plus faible qu'on n'aurait pu le croire *a priori*, et elle est presque nulle pour le second.

II° *Circulation collatérale.*

Le sang retrouvé dans les organes précités n'est pas un simple reste du sang contenu dans les vaisseaux au moment de l'occlusion; il provient, en partie au moins, d'une circulation collatérale qui s'établit au niveau de la base du thorax et qui est beaucoup plus intense qu'on n'aurait pu le supposer : car le ferro-cyanure, injecté dans la veine jugulaire externe se retrouve dans le sang de la veine fémorale après six à neuf minutes.

Chapitre VI. — *Circulation lymphatique.*

La circulation lymphatique de l'arrière-train est complètement supprimée par l'occlusion de l'aorte thoracique; elle reparaît immédiatement après sa désobstruction avec une intensité variable, directement proportionnelle au niveau de la pression sanguine.

Chapitre VII. — *Respiration.*

Chaque occlusion aortique est accompagnée d'une tendance passagère à l'apnée; chaque désobstruction, d'une dyspnée passagère; et ces faits constituent une nouvelle preuve en faveur de la théorie de Rosenthal sur la régulation des mouvements respiratoires.

Chapitre VIII. — *Thermométrie. Calorification.*

L'occlusion aortique est suivie d'un abaissement notable de la température anale, abaissement qui suit une courbe à convexité supérieure; et qui ne s'explique qu'en admettant, qu'après la suppression de l'irrigation sanguine, la production de chaleur se continue encore un certain temps dans les organes anémiés, et diminue ensuite de plus en plus fortement, avec la durée de plus en plus longue de l'arrêt de la circulation.

Les Anthozoaires pélagiques recueillis par M. le professeur Hensen dans son expédition du Plankton.

COMMUNICATION PRÉLIMINAIRE

I. — Une Larve voisine de la Larve de Semper

PAR

ÉDOUARD VAN BENEDEN

(PLANCHE XV.)

Mon collègue et ami, M. le professeur Hensen, de l'Université de Kiel, m'a envoyé à l'étude, il y a peu de temps, les Anthozoaires pélagiques qu'il a recueillis, l'an dernier, pendant son expédition du Plankton. J'ai fait rapidement le triage du matériel; quelques exemplaires de la plupart des formes ont été colorés et débités en coupes sériées, puis soumis à un premier examen.

Tous les Anthozoaires qui m'ont été envoyés sont des formes larvaires et, chose bien remarquable, la plupart se rattachent à l'évolution de CÉRIANTHIDES.

On ne connaît que quatre genres appartenant à cette tribu : les genres *Cerianthus*, *Arachnactis*, *Bathyanthus* et *Saccanthus*. Encore l'existence de ce dernier genre est-elle fort problématique : suivant Andres, le genre aurait été fondé sur des exemplaires mutilés de vrais Cérianthes. Le genre *Bathyanthus* ne comprend que l'espèce *Bathyanthus bathymetricus* de Moseley; un seul exemplaire a servi à l'établissement du genre et de l'espèce, et cet unique exemplaire se trouvait dans un état de conservation fort défectueux.

Par contre, le genre *Cerianthus* est relativement bien connu. Il n'est représenté que par un petit nombre d'espèces; mais l'organisation de quelques-unes de ces espèces a été fort bien élucidée, grâce aux recherches de J. Haime, de von Heider, des frères Hertwig, de C. Vogt et de Danielssen; les larves de *C. membranaceus* ont été étudiées et décrites par J. Haime, par Kowalewsky et par Jourdan.

Quant au genre *Arachnactis*, créé par Sars, il n'est connu jusqu'ici que par des formes larvaires recueillies à la surface de l'océan et étudiées par A. Agassiz, C. Vogt et récemment par Boveri. On a pensé que les *Arachnactis* pourraient bien être de jeunes exemplaires de vrais Cérianthes; mais Boveri annonce dans son mémoire la découverte d'*Arachnactis* adultes obtenus par dragage, pendant l'expédition du Triton; ils seront prochainement décrits par R. Hertwig.

Dans le matériel qui m'a été confié par M. Hensen se trouvent, indépendamment du genre *Arachnactis*, représenté par un certain nombre d'individus d'âges divers, neuf autres formes de Cérianthides, très différentes les unes des autres et faciles à caractériser. Je crois pouvoir affirmer qu'aucune d'elles ne se rapporte ni au genre *Cerianthus*, ni au genre *Arachnactis*. Elles indiquent l'existence de nombreux Cérianthides, dont les formes adultes sont restées inconnues jusqu'ici. Les larves, qui vivent à la surface de l'océan, en plein Atlantique, tant au nord qu'au sud de l'équateur, gagnent très probablement les fonds pour y continuer leur développement et y devenir sexuées. S'il en était autrement, on ne s'expliquerait pas comment aucun exemplaire sexué n'a été capturé, et il n'est pas possible d'admettre que les larves d'animaux appartenant à des faunes littorales se trouvent en abondance en plein océan.

Quoique les dragages exécutés dans le cours des expéditions océaniques récentes n'aient révélé l'existence dans les abysses que d'un seul Cérianthide, le *Bathyanthus Bathymetricus* de Moseley, il est donc éminemment probable, à en juger par l'abondance et la variété des larves pélagiques, que cette tribu est représentée dans les grands fonds par des formes très diverses. Ce fait est intéressant en ce que les Cérianthides sont fort probablement apparentées aux Rugosa ou Tétracoralliaires paléozoïques, dont quarante-six genres sont connus de la période silurienne, vingt-neuf du dévonien, vingt-quatre du carbonifère, un seul du permien (Zittel). Suivant Zittel, le groupe a atteint son plus grand développement spécifique et numérique dans le silurien supérieur.

Il en serait donc des Cérianthides comme des Crinoïdes; les uns et les autres peupleraient principalement, à l'époque actuelle, les grandes profondeurs des océans.

J'ai tenu à annoncer dès à présent ce premier résultat de l'étude que j'ai entreprise des Anthozoaires du Plankton, en attendant la publication spéciale dans laquelle les différentes formes larvaires sont décrites et figurées.

Le but principal de la présente note est de faire connaître l'organisation d'une larve connue depuis longtemps quant à ses caractères extérieurs, et qui a beaucoup intrigué les naturalistes.

En 1867 Semper décrivit une forme larvaire des tropiques, sur laquelle, à ce qu'il raconte, son attention avait été appelée, avant son départ pour les Philippines, par M. le professeur Behn, de l'Université de Kiel. Pendant son voyage autour du monde, Behn avait observé, dans les régions les plus diverses des mers tropicales, un organisme pélagique de 6 millimètres de longueur, dont le corps cylindrique était pourvu d'une frange courant parallèlement à l'axe du cylindre et donnait lieu à des phénomènes d'irisation d'un admirable effet. Semper ne tarda pas à retrouver cet organisme. Il le rencontra une première fois au voisinage du cap de Bonne-Espérance, par 42° de latitude méridionale, dans le courant de Mozambique, et plus tard dans le courant de la Sonde, sur la côte de Java.

Il en a donné une description, accompagnée d'une belle figure, dans le *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, et a rendu compte, en quelques lignes, des faits qui le déterminèrent à considérer l'organisme comme une larve d'Actiniaire.

Cette forme larvaire est connue sous le nom de *larve de Semper*. Autant que je sache, elle n'a pas été retrouvée depuis, de telle sorte que nous ne possédons d'autres renseignements à son sujet que ceux que nous devons à la publication faite, en 1867, par l'éminent naturaliste de Würzburg. Semper n'a pu faire qu'un examen macroscopique de la larve. Voici les principaux faits qu'il a relevés : le corps, cylindrique, présente à chacun de ses pôles un orifice circulaire; l'un d'eux est la bouche; il conduit dans un tube pharyngien qui, après un court trajet, débouche dans une cavité cœlentérique, subdivisée à sa périphérie en six loges parallèles par un nombre égal de mésentéroïdes.

L'orifice aboral, Semper l'appelle anus. Dans la peau se trouvent des nématocystes de deux types différents. La frange irisée règne dans toute la longueur du corps, d'un pôle à l'autre suivant une génératrice du cylindre. Elle est formée de filaments auxquels l'auteur donne le nom de cirrhes; elle s'incline alternativement à droite et à gauche, et les irisations qu'elle présente sont dues à des phénomènes d'interférence. Elle constitue l'organe de locomotion et indique, par sa situation médiane, la symétrie bilatérale de la larve.

Il est vraiment étrange que ni les traités récents d'embryologie comparée, ni les mémoires spéciaux relatifs au développement des Anthozoaires ne font mention de la larve de Semper. Cet oubli tient certainement en partie au caractère aberrant de l'organisme et à l'impossibilité de le rattacher à l'évolution d'un groupe déterminé d'Anthozoaires; peut-être aussi a-t-on conservé quelque doute sur l'exactitude des renseignements fournis à son sujet. D'après Semper, la larve aurait six cloisons mésentériques seulement, dont deux notablement plus courtes que les quatre autres. Or, toutes les recherches faites sur le développement des Anthozoaires, depuis les travaux classiques de M. de Lacaze-Duthiers, ont conduit à ce résultat que, pas plus chez les Actiniaires que chez les Hexacoralliaires, dont le développement est connu, il n'existe, dans le cours de l'évolution, de stade quelque peu persistant, durant lequel la larve serait pourvue de trois paires de mésentéroïdes. Dans un travail récent, Boveri a cherché à établir que tous les Actiniaires passent, au contraire, par un stade caractérisé par la présence de quatre paires de cloisons mésentériques, constituées comme celles qui persistent pendant toute la durée de la vie chez les Edwarsies; elles sont homologues à ces dernières. Tandis que le nombre des sarcoseptes ne s'élève jamais au-dessus de huit chez les Edwarsies, leur nombre s'accroît chez les Actiniaires suivant une loi, variable de tribu à tribu, mais constante dans les limites d'un même groupe naturel.

Les frères Hertwig avaient démontré antérieurement l'importance que présente, au point de vue de la classification, le nombre des sarcoseptes et la loi suivant laquelle s'accroît ce nombre; à la suite de ses recherches sur les Actiniaires du Challenger, R. Hertwig en était arrivé à distinguer six tribus parmi les Actiniaires : les Edwardsides, les Hexactinides ou Actinies hexamères, auxquelles il faut adjoindre une partie tout au moins des Madréporaires; les Monaulées, les Paractinides, les Cérianthides et les Zoantines. Blochmann et Hilger ont créé depuis une septième tribu qui comprend les Gonactinides. D'après Boveri, tous ces animaux passeraient dans le cours de leur évolution, par le stade *Edwardsia,* et ce stade succéderait rapidement, dans l'ordre évolutif, au stade à quatre sarcoseptes, réalisé d'une façon permanente chez les Scyphozoaires (S. St.). Mais aucun Actinozoaire actuellement connu ne présente, dans le cours de son développement, de stade quelque peu persistant caractérisé par la présence des six mésentéroïdes.

Or, à en croire Semper, sa larve, qu'il considère comme se rattachant au développement d'un Actiniaire, n'aurait que six sarcoseptes.

Parmi les matériaux qui m'ont été communiqués, j'ai trouvé un exemplaire fort bien conservé d'un organisme que Hensen m'avait signalé comme étant probablement identique à la larve de Semper. L'étude que j'ai faite de cette larve a confirmé la détermination de Hensen, en ce sens que la larve dont il s'agit est voisine de celle que Semper a fait connaître. J'ai l'honneur de communiquer à la Classe la description de cet organisme. La larve, après avoir été colorée par le carmin boracique, a été coupée perpendiculairement à son grand axe. Le nombre des coupes obtenues a été de 220. L'épaisseur moyenne des coupes est de 0,03 mm., ce qui donne, pour l'organisme entier, une longueur totale de 6,6 millimètres environ.

La larve a été fixée par le sublimé et conservée dans l'alcool. Les tissus admirablement conservés, se prêtent à un examen histologique minutieux.

Dans le même travail dans lequel il décrit la larve qui porte son nom, Semper signale une autre forme larvaire rappelant certaines larves d'Annélides, en ce qu'elle présente, à quelque distance en arrière de l'orifice buccal, une couronne ciliaire transversale. Semper est d'avis que cette seconde forme doit se rapporter, elle aussi, au développement d'un Anthozoaire ; son ectoderme est bourré de nématocystes de deux formes, rappelant celles qu'il avait observées chez sa première larve. Il exprime l'opinion que cette seconde forme pourrait bien être un stade de développement plus avancé du même Actiniaire auquel se rapporte sa première larve.

J'ai trouvé également dans le matériel recueilli par Hensen un exemplaire de la seconde larve de Semper. Elle est extrêmement remarquable à divers points de vue ; elle ne se rattache certainement pas au même développement que la larve à frange vibratile longitudinale, mais bien à l'évolution d'un Anthozoaire du même groupe. Dans son corps globuleux, qui ne mesure guère plus de 2 millimètres de diamètre, se trouvent logées trois autres larves du même type, mais d'âges différents ; ce qui fait que la même série de coupes permet d'étudier quatre stades différents du développement du même organisme. Ce fait extraordinaire à première vue, trouve probablement son explication dans la propriété commune à un grand nombre d'Actiniaires d'être vivipares. Les larves en voie de développement dans la cavité cœlentérique de l'organisme maternel cheminent dans toutes les parties de cette cavité. C'est un fait bien connu qu'elles pénètrent même dans les tentacules. On conçoit que des larves plus jeunes puissent pénétrer par la bouche dans la cavité cœlentérique de larves plus âgées et y demeurer après la naissance de ces dernières.

Je ferai connaître cette seconde larve dans une note ultérieure. La présente communication a pour objet la description de la larve n° 1.

Caractères extérieurs.

La forme générale de la larve rappelle celle d'une poire : elle est renflée à une de ses extrémités et s'atténue progressivement à l'autre, où siège l'orifice oral. Celui-ci est terminal et se voit distinctement à la loupe. L'axe de la larve n'est pas rectiligne, mais bien incurvé en C. Il est probable que l'incurvation n'existait pas pendant la vie, qu'elle s'est produite au moment où l'organisme a été fixé par le réactif employé pour le durcir. La concavité de la courbe répond à la face que nous appelons ventrale.

La surface du corps est ridée et inégale dans sa région moyenne et au niveau du renflement aboral. Elle montre des crêtes arrondies et des bosselures qui n'ont rien de régulier. L'étude des coupes démontre que ces rides sont dues à l'action des réactifs. En certains points, l'ectoderme s'est détaché de la lamelle mésenchymatique et a été soulevé de manière à former les crêtes et les bosselures que l'on observe à la surface. La portion orale du corps n'a pas subi ces altérations : elle est lisse et unie.

Toute la surface de la larve est fortement pigmentée, à l'exception d'une bande médiane qui règne le long de la face ventrale, sans atteindre cependant l'extrémité aborale : elle n'intéresse que les deux tiers antérieurs du corps et se prolonge en avant jusqu'à la bouche. Cette bande médiane occupe la concavité de la courbe larvaire. Au milieu de la bande se voit un sillon peu accusé ; sa coloration est jaunâtre et d'une teinte uniforme, contrastant avec le reste de la surface du corps, qui est très foncée.

La pigmentation n'est pas uniforme : on distingue à la loupe des traînées pigmentaires formant un réseau irrégulier très serré.

Quand on examine la larve de profil, au moyen d'une bonne loupe, on distingue dans sa concavité une sorte de grumeau translucide, qui remplit l'excavation ventrale ; il n'intéresse pas le renflement aboral. Comme l'ont appris les coupes, cette formation est due à la présence d'une frange vibratile analogue à celle que Semper a figurée chez sa larve. C'est elle qui donne lieu, sur le vivant, à ces phénomènes d'interférence et produit ces merveilleuses irisations que Semper a si bien décrites.

Examiné à la loupe, l'orifice buccal m'a paru être de forme quadrilatère ; sur son pourtour on ne distingue aucune trace de tentacules. Je n'ai pas observé d'orifice à l'extrémité aborale, et l'étude des coupes m'autorise à affirmer qu'il n'existe pas d'autre orifice que la bouche.

Semper a signalé l'existence d'un orifice circulaire à chacune des deux extrémités de sa larve cylindrique. Je ne songe pas à contester l'exactitude du fait affirmé par l'éminent naturaliste de Würzburg. Il n'est pas possible, vu le soin avec lequel il a observé sa larve et l'exactitude parfaite des renseignements qu'il a fournis à son sujet, qu'il ait affirmé la présence d'un orifice qui n'existerait point. J'indiquerai plus loin les raisons qui me portent à croire que la larve recueillie par M. Hensen, si voisine qu'elle soit de celle que Semper a décrite, est non seulement spécifiquement, mais génériquement différente de cette dernière.

Organisation.

Pour se rendre compte de l'organisation de la larve, il convient d'examiner tout d'abord une coupe transversale pratiquée vers le milieu de la longueur du corps.

Une semblable coupe a la forme d'un ovale irrégulier à grand axe, dirigé transversalement. La symétrie bilatérale est manifeste (fig. 1).

Ectoderme. — L'ectoderme n'est pas partout adhérent à la lamelle mésenchymatique. Çà et là se voient, entre les deux formations, des espaces assez étendus. Il en résulte que l'ectoderme forme des plis irréguliers qui déterminent l'apparence ridée de la surface. Ces rides, aussi bien que les fentes que l'on observe entre l'ectoderme et le mésenchyme, sont manifestement les produits artificiels de l'action des réactifs employés pour fixer et durcir l'organisme.

Tandis que, dans toutes les larves d'Anthozoaires décrites jusqu'ici, l'ectoderme présente le même caractère sur tout le pourtour du corps, il existe chez notre organisme, du côté de la face ventrale, une portion nettement différenciée, bien délimitée à droite et à gauche, dont la structure et l'aspect contrastent à première vue avec celle du reste de la couche cellulaire ectodermique. Cette formation, que j'appellerai la *plaque flagellifère*, est médiane et symétrique. Sa largeur représente la moitié environ du diamètre transversal de la coupe. Dans les préparations colorées par le carmin boracique, la plaque flagellifère se montre colorée en rouge vif. Cette coloration n'affecte pas cependant toute l'épaisseur de la plaque, mais seulement sa partie profonde, la zone superficielle qui porte les fouets vibratiles étant d'une teinte rosée uniforme. La coloration de la zone profonde est due à la présence d'innombrables noyaux sphériques ou légèrement allongés en bâtonnets courts, qui fixent énergiquement le carmin. La zone superficielle est totalement dépourvue de noyaux et se constitue des portions distales, exclusivement protoplasmiques, des cellules flagellées.

La plaque flagellifère est formée d'une seule et même espèce de cellules; ces cellules, excessivement étroites et filiformes, ont leur noyau placé à des distances variables de la lamelle mésenchymatique, mais toujours dans la profondeur de l'épithélium. *On ne trouve dans la plaque flagellifère ni cellules* *glandulaires, ni nématocystes,* mais seulement des cellules flagellées. Chacune d'elles présente à son extrémité libre un petit plateau brillant, punctiforme, qui porte le flagellum. Ces petits plateaux contigus donnent lieu à un contour très apparent qui, à un fort grossissement, se montre constitué de points brillants juxtaposés et régulièrement alignés.

Dans la portion moyenne de la plaque, la striation de l'épithélium, due à sa composition cellulaire, est normale à la surface ; mais suivant ses bords, les cellules filiformes sont inclinées obliquement de dehors et dedans. Il en résulte qu'aux points où elle se continue avec le reste de l'ectoderme, à droite et à gauche, la plaque semble former deux bourrelets que l'on pourrait assez bien comparer aux bourrelets dorsaux de la plaque médullaire de certains Vertébrés.

Dans la plus grande partie de sa longueur, la plaque flagellifère, déprimée à son milieu, saillante suivant ses bords et constituée de deux moitiés semblables, l'une droite, l'autre gauche, inclinées l'une vers l'autre, forme une gouttière largement ouverte. On peut se faire une idée très exacte de cette gouttière en la comparant à la gouttière médullaire d'un Sauropside ou d'un Mammifère, au début de la formation du myelencéphale. Inutile de faire observer que je n'entends nullement, en faisant ces comparaisons, établir entre ces formations le moindre rapprochement morphologique ; je n'ai en vue que de faire mieux comprendre la forme de la plaque flagellifère.

Nous verrons plus loin qu'à ses deux extrémités la gouttière devient moins profonde et que la plaque finit par devenir plane.

La plaque porte, dans toute sa largeur, d'innombrables fouets vibratiles admirablement conservés. Ces fouets, dont j'estime la longueur moyenne au tiers environ du diamètre transversal moyen de la larve, ont un trajet ondulé. On ne peut les suivre dans toute leur longueur sur une coupe ; ils forment ensemble une touffe, striée en certains points, finement ponctuée en d'autres, suivant que le rasoir a passé parallèlement ou perpendiculairement aux filaments. Il est à remarquer que la frange vibratile formée par l'ensemble des fouets n'est pas ici une lame insérée suivant une ligne, comme dans la larve de Semper, mais bien une couche épaisse dont la largeur répond à celle de la bande flagellifère elle-même.

Pour terminer la description de la bande, il me reste à signaler la présence, dans l'épithélium, de traînées pigmentaires, radiaires ou étoilées, semblables à celles que l'on observe en très grande abondance dans toute l'étendue de l'ectoderme. Dans la plaque flagellifère, ces éléments pigmentaires sont relativement rares. Il est des coupes dans lesquelles on n'en observe aucune trace.

Le reste de l'ectoderme a un tout autre aspect. Dans les préparations colorées au carmin boracique, on constate toujours l'existence, dans l'épaisseur de la couche, de trois zones différemment colorées. La zone superficielle est d'un jaune brun ; la moyenne est rose ; la profonde est à peu près incolore. Dans la zone moyenne, il existe de très nombreux noyaux, fort rapprochés les uns des autres ; on en trouve également dans la zone profonde, mais ils y sont clairsemés ; dans la zone superficielle ne se rencontrent pas de noyaux ; la coloration jaune brun de cette zone est due à la présence d'innombrables nématocystes et de glandes monocellulaires dont le contenu, composé de grains, offre une teinte brunâtre. De plus, l'ectoderme est fortement pigmenté. Il semble que le pigment siège dans des cellules spéciales, soit filiformes, et alors radiairement dirigées, soit étoilées.

Ce qui distingue essentiellement l'ectoderme proprement dit, c'est qu'il se constitue de *diverses catégories d'éléments cellulaires :* il se compose, en effet, indépendamment des cellules épithéliales ordinaires, d'une énorme quantité de nématoblastes et d'innombrables cellules glandulaires. Je ne signale pas d'éléments sensoriels, parce qu'il n'est pas possible de les distinguer dans les coupes ; mais il n'est pas douteux qu'il n'existe ici, comme chez les autres Cnidaires, des éléments nerveux en partie mêlés aux autres cellules de l'ectoderme, en partie sous-jacents à ces dernières.

Les noyaux de toutes les cellules, quelle que soit la catégorie à laquelle ils appartiennent, sont plus volumineux que ceux des cellules flagellifères : ils se teintent en rose et non en rouge vif ; ils sont généralement ovalaires et montrent à peu près constamment des ponctuations foncées, dont une, particulièrement apparente, est peut-être un nucléole. Les noyaux des cellules flagellées ont, au contraire, une apparence homogène.

Les nématocystes se rattachent à deux formes bien distinctes : les uns, de faibles dimensions, ont la forme de petits cylindres à bouts arrondis ou de boudins droits ; ils renferment un fil décrivant une spirale extrêmement régulière à la périphérie du cylindre. Ils sont de dimensions un peu variables ; mais les différences que l'on remarque entre eux ne dépassent pas des limites assez étroites. Ils siègent exclusivement dans la zone superficielle de l'ectoderme. Les autres, très volumineux, de forme ovoïde, renferment un fil enroulé en une spirale très apparente, mais toujours assez irrégulière, les tours de spire étant tantôt plus, tantôt moins rapprochés les uns des autres, et le diamètre de la spire étant sujet à variation dans un même nématocyste. Ils sont relativement rares. On en trouve à peine une dizaine dans une même coupe transversale ; ils siègent principalement dans la zone profonde de l'ectoderme.

Il existe aussi deux formes de cellules glandulaires : les unes ont un contenu grossièrement, mais uniformément granuleux, les autres un contenu clair et d'apparence homogène ou réticulée. Les premières sont de loin les plus nombreuses. Très étroites dans la zone moyenne et dans la zone profonde de l'épiderme, au point d'y être filiformes, elles s'élargissent considérablement et s'évasent dans la zone superficielle. Les grains brillants, tous de mêmes dimensions, ont une teinte brunâtre. Les glandes claires, plus rares, se voient surtout dans la partie orale du corps.

Lamelle mésenchymatique. — Elle est remarquablement épaisse et se fait remarquer en outre en ce qu'elle renferme de très nombreux éléments cellulaires.

Les cellules, disséminées dans une substance fondamentale abondante, faiblement colorée en rose, peuvent être groupées en deux catégories : les unes sont volumineuses; leur protoplasme fixe énergiquement la matière colorante; elles sont tantôt arrondies, ovoïdes ou sphéroïdales, tantôt pourvues de prolongements, et, dans ce cas, fusiformes ou étoilées. Les autres sont de dimensions beaucoup moindres et toujours pourvues de prolongements très fins et incolores. Les cellules du mésenchyme ne sont pas uniformément réparties dans la substance fondamentale : très abondantes et voisines les unes des autres en certains points, elles sont relativement rares dans d'autres.

On trouve, dans la profondeur de l'endoderme, au voisinage de la couche mésenchymatique, de nombreuses cellules présentant des caractères identiques à ceux des grosses cellules du mésenchyme. Elles contrastent par tous leurs caractères avec les cellules épithéliales du feuillet interne ; elles sont arrondies ou fusiformes et, dans ce dernier cas, allongées, non pas perpendiculairement, mais parallèlement à la lamelle fondamentale. On en voit çà et là qui sont partiellement engagées dans la substance fondamentale du mésenchyme, en partie encore dans l'endoderme. Il n'est pas douteux que les cellules mésenchymatiques ne soient, en partie du moins, d'origine endodermique.

En est-il ainsi de toutes les cellules du mésenchyme? Je ne le pense pas. On trouve, en effet, dans la profondeur de l'ectoderme, au voisinage immédiat du mésenchyme, voire même accolées à la surface ectodermique de la lamelle, de petites cellules fusiformes qui, au lieu d'être allongées dans une direction radiaire, sont, au contraire, tangentielles par rapport au mésenchyme. Dans les points où l'ectoderme s'est décollé de la lamelle fondamentale, il n'est pas rare de voir de ces petites cellules ectodermiques, affectant l'apparence de cellules endothéliales vues en coupe, accolées à la face externe du mésenchyme. Ces cellules diffèrent des cellules d'origine endodermique par leurs dimensions minuscules. Il me paraît probable que les deux couches épithéliales du corps fournissent l'une et l'autre des éléments cellulaires au tissu mésenchymatique.

Ce qui confirme cette manière de voir, c'est que, même dans la plaque flagellifère, on trouve dans la profondeur de la bande, au contact immédiat de la lamelle mésenchymatique, une mince assise cellulaire dont les éléments contrastent avec les cellules flagellifères. Leurs noyaux sont plus volumineux, plus clairs et pourvus d'un point nucléoliforme. Ces noyaux sont identiques à ceux que l'on rencontre régulièrement dans les petites cellules du mésenchyme.

A en juger par l'importance qu'a déjà atteinte, dans le stade larvaire que nous décrivons, la lamelle mésenchymatique, et par le nombre des cellules tant endodermiques qu'ectodermiques, qui paraissent destinées à participer, dans le cours de l'évolution, à l'accroissement du mésenchyme, il semble que cette formation doit être très développée dans les organismes dont notre larve nous représente le début. Dans les larves d'Hexactinies, d'Edwardsies et de Cérianthides que j'ai eues sous les yeux, la lamelle fondamentale est le plus souvent totalement dépourvue de cellules ; tout au plus y trouve-t-on çà et là quelques rares noyaux peu apparents. Dans notre larve, au contraire, la lamelle fondamentale est un tissu cellulaire bien caractérisé et les assises cellulaires différenciées de l'endoderme et de l'ectoderme, au contact immédiat de la lamelle fondamentale, ont à peu près l'apparence de la couche des ostéoblastes du tissu osseux, des odontoblastes de l'ivoire dentaire.

Cœlentéron, sarcoseptes et endoderme. — La cavité cœlentérique présente, vers le milieu de la longueur du corps, l'apparence d'une fente transversale, en forme de croissant, la convexité du croissant étant dorsale, sa concavité ventrale (fig. 1).

Elle est subdivisée à sa périphérie par trois paires de macroseptes pourvus, suivant leur bord libre, d'un bourrelet mésentérique, en six loges, dont deux sont médianes, quatre latérales ; celles-ci sont symétriques deux à deux. De ces loges, la plus étendue dans le sens transversal est la loge directrice ou médio-ventrale. Les sarcoseptes qui la délimitent latéralement ont leurs insertions situées en dehors des lignes qui répondent aux bords de la plaque flagellifère. La loge dorsale vient immédiatement après la loge directrice, en ce qui concerne l'écartement des cloisons mésentériques qui la délimitent. Les loges latéro-ventrales sont plus étendues que les loges latéro-dorsales.

Les sarcoseptes directeurs proéminent moins dans la cavité que les deux autres paires; mais les trois paires d'organes mésentéroïdes présentent la même structure, à part la position des fibrilles musculaires, dont il sera question plus loin.

Indépendamment des trois paires de macroseptes, dont il vient d'être question, il existe six microseptes : quatre divisent en deux moitiés semblables les loges latérales; la troisième paire siège dans la loge dorsale, qu'elle tend à diviser en trois parties, dont une médiane et deux latérales. Il existe donc en tout douze mésentéroïdes, six droits et six gauches, six macroseptes et six microseptes alternant entre eux. La loge directrice ventrale seule est dépourvue de microseptes, la loge médio-dorsale est délimitée par deux microseptes.

Les trois paires de microseptes sont inégalement développées. La plus saillante siège dans les loges latéro-dorsales; si l'on peut conclure du degré de développement à l'ordre évolutif, il y a lieu de croire que les microseptes interposés entre les macroseptes latéraux se forment immédiatement après les six macroseptes.

La couche endodermique qui tapisse les deux faces de la lamelle mésenchymatique des mésentéroïdes est mince et formée de cellules cuboïdes. Cependant, au contact immédiat de la lamelle se voient çà et là des cellules fusiformes, adjacentes à la lamelle et qui fixent énergiquement les matières colorantes. Elles sont identiques aux éléments cellulaires que l'on observe dans l'épaisseur de cette lamelle.

Les bourrelets mésentériques n'ont aucune tendance à décrire des circonvolutions. Dans toutes les coupes, ils affectent une forme arrondie, et l'on distingue de nombreuses cellules glandulaires, les unes à contenu granuleux, les autres à contenu clair et d'apparence homogène. Toutes les cellules qui constituent ensemble le bourrelet sont conoïdes et rayonnent dans tous les sens autour de l'extrémité légèrement renflée en massue de la lamelle mésenchymatique.

On distingue, sous la forme d'une rangée de grains brillants, une couche de fibrilles musculaires longitudinales dans chacun des macroseptes. Dans les sarcoseptes directeurs, la couche musculaire siège sur la face opposée à celle qui délimite la loge médio-ventrale. Dans les deux autres paires, la couche musculaire est adjacente, au contraire, à la face qui regarde la loge directrice.

La surface de la lamelle mésenchymatique, qui porte les fibrilles, est irrégulière; mais il n'existe pas d'étendards musculaires proprement dits, à moins que l'on ne considère comme rudiments de formations semblables les petites dentelures qui supportent les fibrilles.

Les microseptes diffèrent des macroseptes : 1° en ce que leur lamelle mésenchymatique, très courte, est à peu près réduite à la massue terminale des macroseptes ; 2° en ce que la couche endodermique qui les recouvre est très mince ; 3° en ce qu'ils ne présentent pas de bourrelet mésentérique.

Dans la région du corps où les microseptes présentent leur plus grand développement, c'est-à-dire dans la moitié aborale de la larve, ces formations portent déjà quelques fibrilles musculaires longitudinales. Dans les microseptes qui délimitent la loge médio-dorsale, les fibrilles siègent sur la face opposée à celle qui regarde la loge.

Dans les deux autres paires la couche musculaire est au contraire dirigée dorsalement; il en résulte que, des douze loges futures, six seront intraseptales, six autres interseptales. Les loges médianes sont interseptales, les latérales sont alternativement interseptales et intraseptales, l'alternance se produisant aussi avec les loges médianes.

L'endoderme de la paroi du corps contraste, par son énorme épaisseur, avec la partie de ce feuillet qui revêt les sarcoseptes. Il forme des bourrelets saillants dans la cavité cœlentérique. Le nombre de ces bourrelets répond exactement au nombre des loges, que celles-ci soient délimitées exclusivement par des macroseptes, par un macrosepte et un microsepte, ou par des microseptes. La largeur du bourrelet répond à celui de la loge. Cependant, d'une manière générale, l'épaisseur de l'endoderme pariétal diminue de la face ventrale où elle est au maximum, à la face dorsale où elle est au minimum. Les cellules constitutives de ces bourrelets ont pour hauteur l'épaisseur totale de l'endoderme; leur structure est manifestement réticulée et vacuoleuse. Il paraît exister une couche de fibrilles musculaires transversale, à la face interne de la lamelle mésenchymatique de la paroi du corps, et aussi sur celle des faces de la lamelle fondamentale des sarcoseptes qui ne porte pas de fibrilles musculaires longitudinales.

Nous allons, maintenant que nous connaissons la constitution d'une coupe transversale faite vers le milieu de la longueur du corps, passer en revue les différents organes et indiquer les résultats que l'étude de la série des coupes successives nous autorise à formuler.

I. — *Plaque flagellifère.*

Cette formation ne règne pas, comme chez la larve de Semper, dans toute la longueur du corps. Elle s'arrête brusquement, sans se rétrécir au préalable, au point d'union des deux tiers antérieurs avec le tiers postérieur du corps de la larve. Son bord aboral est délimité par un bourrelet légèrement saillant, de forme semi-circulaire. Ce bourrelet, au niveau duquel la plaque se continue avec le reste de l'ectoderme, présente la même constitution que les bourrelets latéraux que nous avons décrits plus haut.

La plaque s'étend, au contraire, jusqu'à l'extrémité orale de l'organisme larvaire; elle se rétrécit progressivement d'arrière en avant et se termine en pointe dans la lèvre ventrale de l'ouverture buccale (fig. 2). La structure de la plaque reste la même dans toute sa longueur.

La frange vibratile présente sa hauteur maximum dans la partie la plus large de la plaque. Sa hauteur diminue lentement d'arrière en avant.

J'ai déjà dit que la plaque forme gouttière dans la plus grande partie de sa longueur (fig. 6). La gouttière devient moins profonde aux extrémités orale et aborale de la plaque ; elle finit par s'effacer complètement.

Les caractères de l'épiderme se maintiennent identiques dans toute l'étendue de la surface du corps. Tout au plus constate-t-on de légères différences dans l'épaisseur de la couche. Elle est un peu plus mince à l'extrémité orale.

II. — *L'orifice buccal.*

Il n'existe encore aucune trace de tentacules autour de la bouche. Celle-ci présente la forme d'un hexagone symétrique, mais irrégulier. Elle est surmontée par deux lèvres saillantes inégalement développées : l'une, ventrale, plus petite, répond à la loge de direction qui vient s'y terminer en cul-de-sac ; l'autre, dorsale, semilunaire, beaucoup plus étendue que la lèvre ventrale, répond à la loge dorsale et aux deux paires latérales qui lui sont adjacentes (fig. 2 et 3).

La loge dorsale est, des trois, celle qui s'avance le plus loin dans la lèvre supérieure.

Une coupe faite transversalement, au niveau de l'orifice buccal, montre avec une netteté remarquable, la symétrie bilatérale de l'organisme.

La plaque flagellifère se termine sur la face externe de la lèvre ventrale. Elle s'y rétrécit progressivement pour se terminer en pointe.

III. — *Pharynx.*

Le pharynx présente des caractères bien particuliers (fig. 4, 5 et 6). Il montre une symétrie bilatérale parfaite. Il pourrait paraître, à première vue, que les gouttières pharyngiennes (*Sulcus* et *Sulculus* de Haddon) font ici défaut. En effet, tant du côté de la face ventrale que du côté de la face dorsale, l'épithélium pharyngien forme une saillie vers la cavité pharyngienne. Du côté ventral, la lamelle mésenchymatique de la paroi pharyngienne est ployée de façon à former un angle saillant vers l'axe de l'organisme. Mais il me paraît évident qu'en se plaçant au point de vue morphologique, il faut considérer comme homologue au *Sulcus* des autres Anthozoaires la portion ventrale élargie de la cavité pharyngienne ; la plaque épithéliale très large et peu élevée, qui répond à la loge directrice, est homologue à cette partie de l'épithélium pharyngien qui, chez les autres Anthozoaires, constitue le plancher de la gouttière pharyngienne ventrale (Siphonoglyphe de Hickson). Il n'est pas possible de résoudre la question de savoir si la partie dorsale de la fente pharyngienne, celle qui répond à la loge médio-dorsale, doit être considérée comme un *Sulculus.*

La cavité proprement dite a la forme d'une fente ventro-dorsale répondant au plan médian (fig. 4).

Le revêtement ectodermique du pharynx présente latéralement trois paires de bourrelets longitudinaux, symétriques deux à deux, séparés les uns des autres par des sillons bien marqués. Ces trois paires de bourrelets répondent aux trois paires de sarcoseptes primaires. De ces bourrelets, ceux qui correspondent aux septa directeurs, sont les moins volumineux ; les moyens sont les plus considérables.

Dans sa partie initiale, celle qui succède immédiatement à l'orifice buccal, le pharynx a une forme à peu près quadrilatère, l'un des côtés répondant à la loge médio-ventrale, le côté opposé à la loge dorsale, les côtés latéraux aux deux paires de loges latérales (fig. 4). Mais, après un court trajet, le pharynx change de forme : il se développe dans le sens transversal et montre à la coupe la forme d'un croissant (fig. 6). Le bourrelet épithélial répondant au fond du Sulcus s'élargit, et en même temps la portion médiane du plancher du pharynx, soulevée en dos d'âne, fait fortement saillie dans la cavité pharyngienne. Ce bourrelet de Sulcus répond à lui seul à la concavité du croissant. Les bourrelets qui surmontent les septa directeurs siègent aux extrémités du croissant. Le bourrelet qui, par sa position dorsale, répond au Sulculus, se rétrécit au fur à mesure que l'on s'éloigne de l'extrémité orale, et bientôt disparaît. Les bourrelets épithéliaux qui surmontent les quatre autres mésentéroïdes règnent le long de la convexité du croissant pharyngien : ils en forment la voûte, tandis que la plaque de Sulcus en forme à elle seule le plancher.

Après un court trajet, ce plancher se fend sur la ligne médiane et le pharynx est mis en communication avec la loge directrice. La fente s'élargit rapidement ; elle gagne bientôt toute la largeur de la cavité pharyngienne, qui se confond alors avec la loge médio-ventrale. L'endoderme pariétal de la loge directrice constitue alors le plancher de la cavité du pharynx ; il est très proéminent et envahit en partie la cavité pharyngienne confondue avec la loge directrice. A ce niveau, les loges latérales et la dorsale sont encore séparées de la cavité pharyngienne, dont la voûte est encore complète. Mais bientôt les fentes interposées entre les bourrelets ectodermiques qui répondent aux sarcoseptes s'approfondissent, et l'on voit toutes les loges communiquer avec la cavité axiale. Nous nous trouvons maintenant dans la région gastrique ou cœlentérique ; les bourrelets qui garnissent le bord libre des sarcoseptes primaires doivent être appelés " bourrelets mésentériques „ ; nous avons dépassé le bord inférieur du pharynx.

Il est de toute évidence qu'ici comme chez les Cérianthes et chez d'autres Anthozoaires, les bourrelets mésentériques sont la continuation des bourrelets ectodermiques du pharynx, comme l'a soutenu Heider et comme l'ont démontré Wilson et Boveri. La structure est identique de part et d'autre, et il n'existe aucune ligne de démarcation, au bord inférieur du pharynx, entre les deux genres de formations qui, en fait, n'en font qu'une.

Il ressort de ce qui précède que, contrairement à ce qui existe chez d'autres Anthozoaires et à l'opposé de ce que l'on connaît chez les Cérianthides, depuis les recherches classiques de J. Haime, chez notre larve le pharynx est plus court du côté ventral que du côté dorsal. Le Sulcus est plus court que le Sulculus.

Indépendamment de sa couche épithéliale interne, ectodermique, la paroi du pharynx comprend une lamelle mésenchymatique et un revêtement externe endodermique. Celui-ci est fort mince ; c'est un épithélium pavimenteux ou cuboïde qui se continue sur les faces des sarcoseptes.

IV. — *Mésentéroïdes (sarcoseptes) et loges mésentériques.*

La larve présente trois paires de macroseptes qui se fixent à la paroi du pharynx et sont garnis dans toute leur longueur, à partir du bord inférieur de cet organe, de bourrelets mésentériques. De ces trois paires de macroseptes, l'une délimite la loge directrice et répond à la paire directrice ventrale des autres Anthozoaires ; les deux autres sont latérales.

La paire directrice, notablement plus courte que les deux autres, n'atteint pas l'extrémité aborale. Elle ne se trouve plus sur les coupes de l'extrémité renflée du corps de la larve. Les deux autres sont à peu près de même longueur ; elles atteignent, ou peu s'en faut, le pôle aboral ; néanmoins la paire intermédiaire dépasse un peu, vers cette extrémité, la paire dorsale ; elle proémine un peu plus aussi que les deux autres dans la cavité cœlentérique, et les bourrelets ectodermiques du pharynx, qui ne sont que les extrémités orales des bourrelets mésentériques (entéroïdes de Lacaze-Duthiers), sont plus volumineux, en ce qui concerne la paire intermédiaire, que les deux autres.

Il existe en outre trois paires de microseptes, dont nous avons indiqué plus haut les positions. La paire dorsale délimite la loge médio-dorsale, les deux autres alternent avec les macroseptes latéraux. Ces microseptes n'atteignent pas la paroi du pharynx, mais sont cependant indiqués dans la partie orale du corps, même immédiatement en decà de la bouche. Ils s'étendent en arrière jusque près de l'extrémité aborale. La paire adjacente à la paire directrice est plus courte que les autres : elle ne dépasse guère les septa directeurs ; la plus longue est interposée entre les macroseptes latéraux. A ces différences de longueur correspond une légère différence de leur développement en saillie. Les microseptes latéraux sont les plus proéminents dans la cavité cœlentérique ; puis viennent les dorsaux ; en dernier lieu, les ventraux.

Nul doute que les microseptes ne soient de formation plus récente que les macroseptes, et qu'il existe dans le cours de l'évolution de notre larve un stade longtemps prolongé pendant lequel l'organisme se caractérise par la présence de six sarcoseptes primaires. Si l'on peut conclure, d'ailleurs, de la longueur relative des septa et de leur degré de développement à l'ordre de leur apparition, les latéraux apparaîtraient en premier lieu, les dorsaux ensuite, les septa directeurs en troisième rang. Viendraient ensuite, après une période de repos, les microseptes moyens, puis les dorsaux, enfin les ventraux. A en juger par le développement notablement plus avancé des microseptes moyens, il doit se présenter dans le cours de l'évolution un stade, de courte durée, caractérisé par la présence de huit cloisons, dont six macroseptes et deux microseptes. J'ai représenté, dans le schéma ci-dessous, une figure destinée à représenter synthétiquement les conclusions que je viens de formuler. Les chiffres 1 à 6 indiquent l'ordre probable de succession des mésentéroïdes.

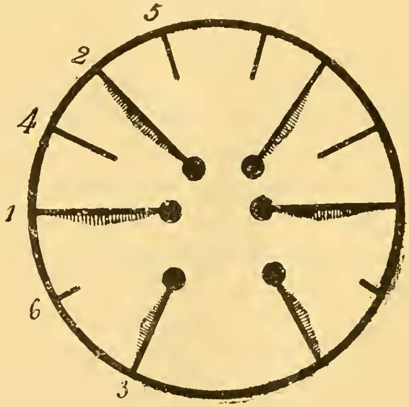


FIG. 1.

Une particularité bien caractéristique de notre larve, c'est l'extension considérable, dans le sens transversal, de la loge directrice dans la région pharyngienne du corps. Néanmoins, la cavité de la loge, et il en est de même de toutes les autres, se trouve réduite à n'être qu'une fente étroite par suite de la grande épaisseur de l'endoderme pariétal, qui proémine fortement dans les cavités mésentériques (fig. 4 et 6).

Dans les loges latérales, le bourrelet endodermique pariétal se trouve subdivisé par les microseptes naissants; dans la loge dorsale, le bourrelet est subdivisé par la même cause en trois parties, une médiane et deux latérales (fig. 4 et 6).

Nous devons maintenant nous poser la question de savoir si notre larve est identique à la larve de Semper.

La forme générale du corps, caractérisée par son allongement considérable, l'existence de six sarcoseptes bien développés, l'absence totale de toute trace de tentacules autour de la bouche, et surtout la présence de la frange vibratile médiane, ne laissent aucun doute sur l'affinité qui existe entre les deux larves. Cependant, une série de caractères les différencient nettement et nous obligent à les rattacher à l'évolution d'espèces, probablement même de genres différents. Ces caractères différentiels sont relatifs :

1° A la forme de la larve, cylindrique d'une part, pyriforme de l'autre ;

2° A la longueur de la frange vibratile, qui règne dans toute la longueur du corps chez la larve de Semper, qui n'intéresse que les deux tiers antérieurs de la face ventrale de l'organisme recueilli par Hensen ;

3° A la présence d'un orifice aboral chez la larve de Semper, orifice qui fait totalement défaut chez notre exemplaire ;

4° Aux organes urticants (nématocystes) qui, à en juger par les figures produites par Semper, sont très différents dans les deux larves.

Semper a conclu de la présence de la bordure vibratile à la symétrie bilatérale de sa larve. Une coupe transversale du corps, faite en n'importe quel point de sa longueur, démontre avec la dernière évidence l'ordonnance parfaitement bilatérale de toutes les parties de l'organisme.

Semper décrit six septa chez sa larve; il a vu que l'une des paires était notablement plus courte que les deux autres, exactement comme je l'ai décrit pour l'exemplaire dont j'ai fait l'étude. Si Semper n'a pas signalé l'existence de trois paires de microseptes, on ne peut en conclure que ces cloisons naissantes feraient défaut chez sa larve, l'examen macroscopique ne permettant pas de reconnaître la présence de mésentéroïdes rudimentaires qui ne font pas encore saillie dans la cavité cœlentérique. On ne peut donc attacher aucune importance à cette différence dans les descriptions.

D'après la description que Semper a donnée de sa larve, la frange vibratile serait insérée dans un sillon médian régnant dans une bande claire. Il me paraît éminemment probable que la bande claire de Semper répond à ce que j'ai appelé la plaque flagellifère et que les fouets vibratiles, formant ensemble la frange, émanent, dans les deux cas, de toute la surface de la plaque.

On peut se demander si la différence que j'ai signalée dans la forme des deux organismes n'est pas le résultat d'un changement qui se serait produit au moment où l'on a fixé la larve. L'étude des coupes démontre clairement qu'il ne peut en être ainsi : le diamètre de l'extrémité aborale est cinq ou six fois plus considérable que celui de l'extrémité orale, sans qu'il y ait aucun indice d'altération ; les diverses couches présentent approximativement la même épaisseur dans toute la longueur du corps. Le peu de développement du système musculaire ne permet pas d'ailleurs d'admettre des contractions énergiques et différentes dans les diverses régions du corps.

A quel groupe d'Anthozoaires se rapportent les larves de Semper et celle que j'ai fait connaître?

Les recherches dont l'organisation et le développement des Anthozoaires ont été l'objet dans le cours de ces dernières années ont démontré l'existence dans ce groupe de plusieurs types évolutifs distincts. L'insuffisance des données acquises jusqu'ici ne permet pas encore une réforme définitive de la classification des Anthozoaires ; mais la nécessité de cette réforme est dès à présent établie.

On a confondu à tort, dans le groupe des Actiniaires, des organismes qui n'ont de commun que le caractère d'ordre très secondaire d'être dépourvus de formations squelettiques ; les Actinies évoluent de manières diverses, suivant des lois différentes, tandis que, d'autre part, les affinités qui relient les Hexactiniaires aux Sclérodermés ne sont plus l'objet d'un doute.

A côté des Octactiniens et des Antipataires, qui constituent deux groupes naturels bien définis, on peut distinguer avec R. Hertwig, dans le groupe peu naturel des Actiniaires, sept tribus bien caractérisées :

Les Edwardsies.
Les Hexactinies.
Les Cérianthides.
Les Zoanthines.
Les Monaulées.
Les Paractinies.
Les Gonactinies.

Edwardsies. — Les Edwardsies possèdent huit sarcoseptes et une symétrie bilatérale bien accusée. Andres et les frères Hertwig ont fait connaître l'ordonnance des muscles chez ces organismes. Le pharynx est pourvu de deux gouttières pharyngiennes, l'une ventrale, l'autre dorsale ; disons, avec Haddon, d'un sulcus et d'un sulculus. La loge directrice ventrale est délimitée par des mésentéroïdes directeurs qui portent des muscles longitudinaux opposés. Il en est de même de la loge dorsale. Les deux paires latérales ont leurs muscles dirigés ventralement, comme la paire dorsale. La paire ventrale est donc toujours reconnaissable en ce qu'elle porte ses muscles en sens opposé de ce que l'on observe sur les trois autres paires. On connaît suffisamment les larves des Edwardsies pour pouvoir affirmer qu'elles n'ont aucune analogie avec la larve de Semper ; l'existence de douze cloisons dans celle que nous avons décrite suffit pour écarter toute idée de rapprochement entre ces larves et les Edwardsies, dont le nombre des sarcoseptes ne dépasse jamais huit.

Hexactinies. — M. de Lacaze-Duthiers, dans ses mémorables recherches sur le développement des Hexactinies, a établi qu'il y a lieu de distinguer deux périodes dans l'histoire évolutive de ces animaux.

Première période : La première comprend la formation des douzes sarcoseptes primaires, la seconde celle des septa secondaires. Tandis que l'on admettait, avec Milne-Edwards et J. Haime, qu'il se forme simultanément six cloisons primaires, puis, à mi-distance entre celles-ci, six cloisons de second ordre, puis successivement, entre les cloisons antérieurement formées, douze cloisons de troisième ordre, vingt-quatre de quatrième ordre et ainsi de suite, M. de Lacaze-Duthiers a établi que les douze premières cloisons se forment successivement et symétriquement deux par deux, suivant un ordre bien déterminé. La jeune Actinie passe, dans le cours de son développement, par une série de stades, respectivement caractérisés par 2, 4, 6, 8, 10 et 12 sarcoseptes. Tandis que l'on constate à une période de repos plus ou moins prolongée après les stades à 2, à 4 et à 8 cloisons, les stades à 6 et à 10 cloisons sont de très courte durée.

Si nous désignons par I les sarcoseptes directeurs, par II, III, IV, V et VI les autres paires, ces numéros d'ordre indiquant leur degré d'écartement de la paire directrice, l'ordre de formation serait le suivant : III, VI, I, V, IV et II. Les cloisons III formées en premier lieu, dirigées transversalement par rapport à la fente buccale, divisent la cavité cœlentérique en deux chambres, l'une dorsale, plus étendue, l'autre ventrale, plus réduite, qui, dans le cours du développement, se subdivisent la première en sept, la seconde en cinq loges.

Quelques doutes ont été émis par les frères Hertwig au sujet de la loi de formation indiquée par M. de Lacaze-Duthiers, en ce qui concerne l'âge relatif des cloisons V et VI, et ces doutes ont été confirmés par les recherches de Wilson sur le développement d'une espèce du genre *Manicina.*

D'après Wilson, l'ordre de formation serait le suivant : III, V, I, VI, IV et II. Comme on le voit, la différence entre la manière de voir de M. de Lacaze-Duthiers et celle de Wilson porte seulement sur l'âge relatif des cloisons V et VI. D'après Lacaze, VI se formerait avant V; d'après Wilson, V précéderait VI.

Mais Wilson et Haddon sont d'accord avec M. de Lacaze-Duthiers pour faire naître les cloisons IV et II en dernier lieu, l'une dorsalement, l'autre ventralement, par rapport à la cloison III. Les frères Hertwig, dont les observations ont été récemment confirmées par Boveri, ont vu chez *Adamsia diaphana* les quatre derniers sarcoseptes naître par couples dans les deux loges latérales situées à égale distance de la ventrale et de la dorsale. Ce cas est certainement exceptionnel dans le groupe des Hexactinies. Mais il suffit à établir l'existence de variations quant à l'ordre de succession des sarcoseptes primaires, dans ce groupe.

Toutes les observations s'accordent néanmoins pour établir la présence, chez toutes les Hexactinies, d'un stade assez prolongé pendant lequel il n'existe que huit cloisons complètes, répondant, non seulement au point de vue du nombre et de l'ordre d'apparition des cloisons, mais aussi au point de vue de l'ordonnance des muscles longitudinaux des mésentéroïdes, aux dispositions réalisées d'une manière permanente chez les Edwardsies.

C'est ce qui résulte des observations concordantes de Haddon sur *Halcampa* et *Peachia*, de J. Playfair M. Murrich sur *Aulactinia*, et de Boveri sur diverses Hexactinies de la Méditerranée.

De là l'idée formulée par Haddon, Playfair M. Murrich et Boveri, que les Edwardsies représentent un stade ancestral de l'évolution des Hexactinies; les Hexactinies passent, dans le cours de leur évolution, par le stade *Edwardsia* et sont probablement issus d'Anthozoaires organisés à la manière des Edwardsies actuelles.

Seconde période : Des douze loges mésentériques qui caractérisent la fin de la première période de l'évolution des Hexactinies, deux sont médianes et interseptales, dix latérales, cinq droites, cinq gauches. De ces cinq paires de loges, trois sont interseptales, deux intraseptales. D'après la loi formulée par de

Lacaze-Duthiers et confirmée par tous les observateurs subséquents, la multiplication du nombre des septa résulte de l'apparition simultanée de couples de mésentéroïdes dans toutes les loges interseptales latérales, à l'exclusion de toute intervention des loges directrices et des loges intraseptales, conformément au schéma ci-dessous.

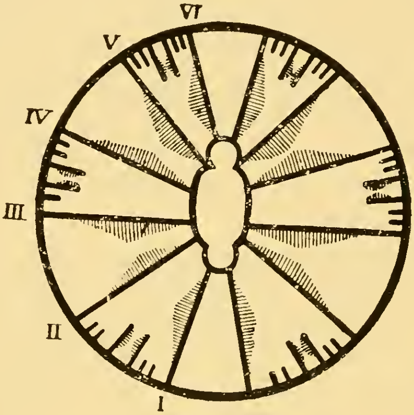


Fig. 2.

Les lois indiquées ci-dessus paraissent présider au développement, non seulement des Hexactiniaires, mais aussi des Hexacoralliaires.

Plusieurs auteurs récents définissent la symétrie de ce type par le mot biradiaire. Certes la structure, telle qu'elle se révèle à partir du début de la seconde période du développement, est manifestement biradiaire et non bilatérale : la face dorsale ne se distingue en rien de la face ventrale dans le schéma ci-dessus. Mais il ne faut pas oublier que l'étude du développement a établi que la symétrie primitive est bien nettement bilatérale et qu'elle ne devient biradiaire que dans le cours de l'évolution. Les sarcoseptes ventraux et dorsaux qui paraissent équivalents dans l'organisme développé, ne sont pas équivalents, si l'on tient compte de leur origine.

Le fait que chez tous les Hexactiniaires et chez les Hexacoralliaires dont le développement a été étudié, le stade caractérisé par la présence de six sarcoseptes est extrêmement passager et raccourci, nous autorise à penser que la larve de Semper et celle que j'ai décrite ne se rattachent pas à l'évolution d'Hexactiniens. Cette conclusion est confirmée par le fait que les organismes qui se développent aux dépens de ces larves passent rapidement du stade à six au stade à douze cloisons. Enfin, parmi les nombreuses larves d'Hexactiniens qui ont été décrites, aucune ne présente rien qui ressemble à la plaque flagellifère.

Cérianthides. — Il résulte des recherches de J. Haime, de von Heider, des frères Hertwig, d'A. Agassiz, de von Koch, de Vogt, de Boveri et de mes propres observations sur un Cérianthe de nos côtes, que l'ordonnance des sarcoseptes diffère essentiellement, chez les Cérianthes et les *Arachnactis*, de ce qui se trouve réalisé chez tous les autres Anthozoaires. Une symétrie bilatérale manifeste se maintient à tous les stades de l'évolution. Il n'existe plus chez les Cérianthides deux gouttières pharyngiennes, mais seulement un sulcus, et la face à laquelle répond le sulcus est appelée face ventrale.

Toutes les observations récentes tendent à établir que la multiplication des sarcoseptes se fait exclusivement dans la loge médio-dorsale, par apparition à peu près simultanée, dans cette loge, de paires successives de nouvelles cloisons en dedans des paires précédemment formées. Il en résulte que les numéros d'ordre des sarcoseptes, comptés à partir de la loge directrice, marquent aussi l'ordre de leur apparition successive.

Cette loi se vérifie-t-elle aussi pour les toutes premières cloisons ? Les observations que l'on possède sur les premiers stades du développement sont insuffisantes pour résoudre la question.

Les recherches récentes de Boveri sur des larves qu'il attribue au genre *Arachnactis* semblent établir que, tout au moins chez ces derniers, les quatre premières paires de sarcoseptes répondent aux cloisons des Edwardsies, ce qui permet de supposer que l'ordre de formation des huit premiers sarcoseptes des Cérianthides est le même que chez les Edwardsies et les Hexactinies : les Cérianthides passeraient, comme les Hexactinies, par le stade Edwardsia. D'après Boveri, les quatre premières paires formées seraient les sarcoseptes directeurs et les trois paires voisines des Cérianthides adultes.

On connaît les premières formes larvaires des Cérianthes, grâce à J. Haime, à Kowalewsky, à Jourdan ; celles des *Arachnactis* par les recherches de M. Sars, de A. Agassiz, de C. Vogt et de Boveri. On peut affirmer que la larve de Semper ne se rattache pas à l'évolution d'Anthozoaires de la tribu des Cérianthes.

Monaulées. — La tribu des Monaulées, créée par R. Hertwig, ne comprend que le seul genre *Scytophorus*, une Actinie pourvue de sept paires de sarcoseptes primaires, dont une, délimitant la loge directrice ventrale, porte des muscles opposés, les six autres portant alternativement leurs muscles dorsalement et ventralement, les muscles étant portés par la face dorsale dans les sarcoseptes adjacents aux sarcoseptes directeurs. Boveri a montré comment ce type peut être déduit de celui des Edwardsies, par intercalation, dans chacune des loges latérales des jeunes Edwardsies, d'un sarcosepte portant ses muscles sur sa face dorsale.

Rien ne justifie la supposition qu'un stade à six cloisons serait caractéristique de l'évolution de ces Monaulées ; il est fort probable, au contraire, comme le fait remarquer Boveri, que ces Anthozoaires dérivent directement des Edwardsies.

Elles se rapprochent de ces dernières par la forme très allongée du corps, par la présence d'une cuticule (périderme), enfin, et c'est là la raison qui a déterminé Boveri à rattacher directement les Monaulées aux Edwardsies, plutôt que de les faire dériver des Hexactinies, leur pharynx est pourvu intérieurement de trois paires de bourrelets ectodermiques, qui ne peuvent se rapporter aux quatorze sarcoseptes, et dont la présence ne peut s'expliquer que si les Monaulées dérivent d'une forme pourvue de huit cloisons.

Gonactinies. — Ce groupe ne comprend que le genre *Gonactinia*, espèce *prolifera*, récemment créé par Blochmann et Hilger. Il se caractérise par la présence de huit macroseptes offrant l'ordonnance musculaire caractéristique de ceux des Edwardsies, de deux loges directrices et de deux gouttières pharyngiennes. On compte, en outre, huit microseptes. Boveri pense que les Gonactinies dérivent directement des Edwardsies par intercalation des microseptes dans les latérales de ces dernières.

En tout cas, l'existence des huit macroseptes homologues à ceux des Edwardsies rend éminemment improbable l'existence de liens de parenté entre les Actinies et les larves pourvues d'une plaque flagellifère et de six macroseptes.

Paractinies. — Cette tribu, établie par R. Hertwig, à laquelle on peut rattacher les Téalides, se caractérise en ce que toute l'organisation est semblable à celle des Hexactinies, avec cette seule différence que la symétrie n'est pas dominée par le chiffre 6, ce qui, en ce qui concerne les Téalides, a été démontré par Gosse et par Dixon. D'après Boveri, ce type peut être facilement déduit de celui des Hexactiniens, et il est fort probable que les premiers stades du développement, ceux qui s'accomplissent pendant la première période, ne diffèrent en rien de ce que l'on observe chez les Hexactiniaires et les Hexacoralliaires. Rien n'indique que la larve de Semper ait rien de commun avec les Anthozoaires de cette tribu.

Zoanthines. — C'est à G. von Koch, au labeur duquel la science est redevable de tant de beaux travaux sur l'organisation et le développement des Anthozoaires, que remontent les premières recherches exactes sur l'anatomie des Zoanthines (*Polythoa axinellæ*). Les résultats auxquels il est arrivé ont été confirmés et étendus par les belles publications de G. Müller, de Erdmann et de R. Hertwig ; ces derniers ont fait connaître, en partie du moins, la loi qui règle la multiplication des cloisons.

Tandis que, chez toutes les Actinies hexamènes, les septa d'un même couple ont même grandeur, même structure et mêmes fonctions, chez les Zoanthines, les couples sont constitués de deux cloisons différentes : l'une complète, fertile et garnie d'un filament mésentérique, est un macrosepte ; l'autre incomplète, stérile, dépourvue de filament mésentérique, est un microsepte.

Un macrosepte et un microsepte forment ensemble un couple : ils se regardent par celle de leurs faces qui porte le muscle longitudinal. Au point de vue de l'ordonnance des muscles, deux paires font seules exception : elles siègent aux extrémités opposées du diamètre par lequel passe le plan de symétrie de l'organisme. Cette symétrie est nettement bilatérale. Des deux loges médianes, l'une, ventrale, est délimitée par deux macroseptes; l'autre, dorsale, par deux microseptes. Dans ces loges les muscles sont opposés, les cloisons directrices se regardant par leur face dépourvue de muscles.

Le pharynx ne possède qu'une gouttière pharyngienne; elle répond au sulcus de Haddon.

Les paires latérales sont ordonnées de telle manière que toutes celles qui se trouvent à droite et à gauche de la loge directrice ventrale ont leur macrosepte plus voisin de la cloison directrice ventrale, le microsepte correspondant étant plus éloigné de cette cloison. D'autre part, celles qui sont voisines de la loge directrice dorsale ont leur macrosepte plus rapproché des microseptes directeurs dorsaux. Il n'existe jamais que deux paires droites et deux paires gauches qui suivent la règle énoncée en dernier lieu. Toutes les autres paires, quel que soit leur nombre, ont leur macrosepte ventralement dirigé. On peut donc distinguer, dans une Zoanthine, une zone dorsale comprenant la paire médio-dorsale et les quatre paires avoisinantes, et une zone ventrale comprenant toutes les autres paires, quel que soit du reste leur nombre. Ce nombre augmente avec l'âge du polype.

L'arrangement que nous venons de caractériser souffre une légère modification, utilisée pour la classification. Dans quelques genres, la paire externe de la zone dorsale est formée non pas d'un macrosepte et d'un microsepte, mais bien de deux macroseptes. De là, la distinction établie par Erdmann entre ce qu'il appelle le “ microtype „ réalisé dans les genres *Zoanthus*, *Mammillifera* et *Corticifera,* et le “ macrotype „ qui se rencontre dans les genres *Epizoanthus* et *Polythoa.*

Tandis que chez les Actinies hexamènes et les Hexacoralliaires toute loge interseptale, abstraction faite des loges directrices, est capable d'engendrer un nouveau couple de cloisons, chez les Zoanthines il ne se forme de nouveaux couples que dans la cavité interseptale immédiatement adjacente à la loge directrice ventrale. Ce fait important a été mis en lumière par les belles recherches de Erdmann.

Chez tous les individus examinés par Erdmann, la zone dorsale était complète : elle se constituait invariablement de cinq paires de septa. Il en était tout autrement de la zone ventrale, qui comprenait d'autant moins de couples que l'individu analysé était plus jeune. En poussant à l'extrême la réduction du nombre de ces couples ventraux, qui prennent successivement naissance dans la loge adjacente à la loge médio-ventrale, en ramenant le nombre de ces couples à zéro, on arrive à un stade caractérisé par la présence des cinq paires dorsales et de la paire directrice ventrale, soit en tout de six paires ou de douze cloisons. Ce stade, qui n'a pas encore été observé, pourrait être représenté comme ci-dessous, figure 3 pour le microtype (*Zoanthus*, *Mammillifera*, *Corticifera*), figure 4 pour le macrotype (*Epizoanthus*, *Polythoa*) (Erdmann).

On est forcément conduit, en se fondant sur la loi d'accroissement découverte par Erdmann, à admettre l'existence d'un semblable stade évolutif chez les Zoanthines. (Voir les figures ci-dessous : fig. 3, Microtype; fig. 4, Macrotype.)

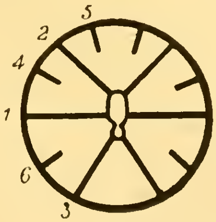


FIG. 3.

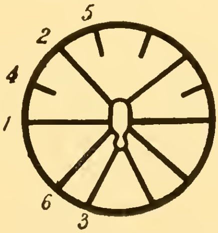


FIG. 4.

Or, c'est précisément ce stade microtype qui se trouve réalisé dans la larve que j'ai décrite, et probablement aussi dans la larve de Semper.

Ce stade suppose, en ce qui concerne le microtype, c'est-à-dire l'évolution d'un *Zoanthus*, d'un *Mammillifera* ou d'un *Corticifera*, douze septes, dont trois paires de macroseptes et trois paires de microseptes, une loge directrice ventrale délimitée par deux macroseptes; une loge médio-dorsale, délimitée par deux microseptes, deux paires de couples latéraux, formés chacun d'un macrosepte dorsal et d'un microsepte ventral; tout cela se trouve chez notre larve.

Ce qui confirme encore notre opinion, d'après laquelle notre larve et celle de Semper peuvent se rattacher à l'évolution des Zoanthines, c'est la constitution de la lamelle mésenchymatique, particulièrement développée et pourvue de nombreux éléments cellulaires, dont les uns sont d'origine endodermique, les autres des dérivés de l'ectoderme.

Erdmann a reconnu, en effet, la structure relativement très compliquée du mésenchyme et sa richesse en éléments cellulaires chez les Zoanthines. Il y décrit : 1° des amas cellulaires, tantôt arrondis, tantôt ramifiés, confluents et anastomosés entre eux en un réseau ; des canaux peuvent apparaître dans ces traînées cellulaires ; 2° de nombreuses cellules, disséminées dans la substance fondamentale ; elles sont filiformes ou fusiformes, étoilées ou arrondies. Je ne connais aucune larve d'Anthozoaire chez laquelle la lamelle fondamentale soit aussi chargée de cellules que chez notre larve, aucune autre chez laquelle on distingue, dans la profondeur des épithéliums adjacents, une véritable assise cellulaire, composée de cellules identiques à celles que l'on observe dans le mésenchyme et qui sont manifestement prédestinées à l'accroissement du mésenchyme.

A supposer que la larve de Semper et celle qui a été décrite dans les pages qui précèdent se rattachent réellement, comme je le crois, à l'évolution des Zoanthines, on doit se poser la question de savoir quelle position il convient d'assigner à ce groupe dans la classification des Anthozoaires.

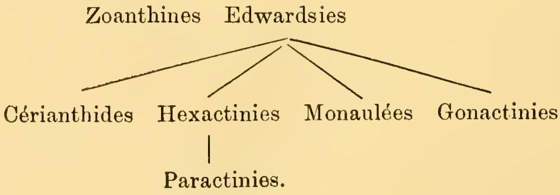
Boveri, dans un récent travail, a cherché à établir que les Zoanthines, aussi bien que les Hexactinies, les Cérianthides, les Monaulées, les Paractinies et les Gonactinies peuvent être déduites du stade Edwardsie, soit directement, ce qui serait le cas pour les Cérianthides, les Hexactinies, les Monaulées et les Gonactinies, soit indirectement par l'intermédiaire des Hexactinies, ce qu'il suppose être le cas pour les Zoanthines et les Paractinies.

Ces conclusions sont basées sur l'étude du développement, en ce qui concerne les Actinies hexamères et les Cérianthides; sur l'étude de l'organisation, en ce qui concerne les Monaulées, les Gonactinies, les Zoanthines et les Paractinies.

La constitution de notre larve semble à première vue pouvoir être interprétée en faveur de l'hypothèse de Boveri. En effet, elle est caractérisée par la présence de douze sarcoseptes, comme c'est le cas pour les larves des Hexactinies à la fin de la première période de leur développement. Mais cependant, comme la suite du développement suit une tout autre direction chez les Zoanthines que celle des Hexactinies, il est clair qu'il ne pourrait être question de faire dériver les Zoanthines que d'Hexactinies primitives, pourvues de douze cloisons primaires, comme chez *Halcampa clavus* (R. Hertwig).

Il est à remarquer cependant que notre larve diffère du stade à douze cloisons primaires des Hexactinies : 1° en ce qu'elle présente trois paires de microseptes; chez les Hexactinies, à douze cloisons, toutes ces cloisons deviennent complètes; 2° en ce que le stade Edwardsie, qui est de longue durée chez les Hexactinies, fait défaut chez les Zoanthines. Au lieu d'un stade à huit cloisons, les Zoanthines présentent, dans le cours de leur évolution, un stade à six macroseptes. Or, c'est sur la durée prolongée du stade, caractérisé par la présence de huit sarcoseptes homologues à ceux des Edwardsies, que Boveri s'est fondé pour établir les affinités des Hexactinies avec les Edwardsies. Je crois qu'en raisonnant comme le fait Boveri, nous devons logiquement conclure à l'absence d'affinités entre les Zoanthines et les Edwardsies, d'une part, des Hexactiniens de l'autre. Nous devons admettre pour les Zoanthines un tronc d'origine distinct de celui des Edwardsies, à moins que l'on ne soit en droit de considérer les microseptes dorsaux comme homologues des septa directeurs dorsaux des Edwardsia.

Il me paraît que les faits n'autorisent pas cette assimilation. En effet, des trois paires de microseptes qui se forment à peu près simultanément, il en est une qui est en avance assez notable sur les deux autres, et cette paire n'est pas la paire médio-dorsale, mais bien celle qui est interposée entre les macroseptes latéraux. Pour admettre que les Zoanthines sont issues des Hexactinies primitives et par conséquent des Edwardsies, il faudrait donc supposer : 1° que les septa directeurs dorsaux sont devenus des cloisons incomplètes de complètes qu'elles étaient d'abord; 2° qu'il s'est produit dans le cours du développement, un changement dans l'ordre de formation des septa : la quatrième paire de cloisons des Edwardsies ancestrales aurait apparu chez les Zoanthines postérieurement à la paire médio-latérale. Il me paraît que rien ne justifie cette double hypothèse, et l'on ne voit pas pourquoi le stade Edwardsia, si nettement conservé dans le cours de l'évolution des Actinies hexamènes et chez les Hexacoralliaires, se serait effacé dans le cours du développement des Zoanthines. A s'en tenir aux faits, il me paraît nécessaire de conclure à l'indépendance du rameau des Zoanthines. Je pense donc que les rapports entre les divers groupes, dont il a été question ci-dessus, doivent être exprimés comme suit :



EXPLICATION DE LA PLANCHE XV.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire. Les figures 2, 3, 4 et 6 donnent le même grossissement. Idem pour les figures 1, 5 et 7.

Fig. 1. Coupe transversale vers le milieu de la longueur du corps.
Fig. 2. Idem à l'extrémité orale.
Fig. 3. Idem un peu en deçà de cette extrémité.
Fig. 4. Idem vers le milieu de la longueur du pharynx.
Fig. 5. Idem voisine de la précédente, dessinée au même grossissement que 1 et 7 afin de permettre de juger de la forme de la larve.
Fig. 6. Idem près de l'extrémité aborale du pharynx.
Fig. 7. Idem près de l'extrémité aborale du corps.

Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et Recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacès et des Arachnides,

PAR

Wanda SZCZAWINSKA.

Planches XVI et XVII.

LISTE DES OUVRAGES CITÉS.

1 Félix Plateau. *Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes.* 1887-1888, Bruxelles.

2 Dr H. Grenacher. *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden.* 1879, Göttingen.

3 C. Claus. *Der Organismus der Phronimiden.* Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien und der zoolog. Station in Triest. Tom. II, Heft I. 1879. Wien.

4 Leydig. *Zum feineren Bau der Arthropoden.* Archiv für Anatomie und Physiologie von Johannes Müller 1855. Berlin.

5 Leydig. *Lehrbuch der Histologie.* 1857.

6 William Patten. *Eyes of Molluscs and Arthropods.* Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Sechster Band. 1886. Berlin.

7 J.-S. Kinsley. *The development of the Coumpound Eye of Crangon.* Zoologischer Anzeiger. No 234, page 597. 1886. Leipzig.

8 J. Nusbaum. *L'embryologie de Mysis Chameleo*, page 171 dans Archives de zoologie expérimentale et générale. Deuxième série. Tome I. 1887. Paris.

9 Micheline Stefanowska. *La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète.* 1889. Genève.

10 Ranvier. *Traité technique d'histologie.* 1889. Paris.

11 Bolles Lee et Henneguy. *Traité des méthodes techniques.* 1887. Paris.

12 Sars. *Histoire naturelle des crustacés d'eau douce de Norvège.* 1re livr. Malacostracés. 1867. Christiania.

13 M. Schultze. *Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten.* Bonn. 1868.

14 Gottsche. *Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen.* Müllers Archiv. 1852.

15 Lemoine. *Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Ecrevisse.* Annales des sciences naturelles. 1868.

16 Claus. *Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Brunchipus und Artemia.* Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien und der zool. Station in Triest. Band p. 1886. Wien.

17 Otto Hermann. *Ungarns Spinnen.* Fauna 1878. Budapest.

18 Bronn's *Klassen und Ordungen der Thier-Reichs.* Leipsig und Heidelberg.

19 Edouard Claparède. *Zur Morphologie der susammengesetzten Augen bei den Arthropoden.* Zeitsch. für w. Zool. Bd. 10. 1859.

20 Milne Edwards. *Histoire naturelle des Crustacés.*

21 E. Jourdan. *Les sens chez les animaux inférieurs.* 1889. Paris.

22 Vogt et Yung. *Traité d'Anatomie comparée pratique.* En publication.

23 E. E. Ray Lankester et A. G. Bourne. *The minute structure of the lateral an the central Eyes of Scorpio and Limulus.* Quarterly Journal of Microscopical Science, New series, nº 89. Janv. 1883·

24 Reichenbach. *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Flusskrebses.* Abhandlung d. Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfort a M. Bd. XIV. 1886.

25 Engelmann. *Sur les mouvements des cônes et des cellules pigmentaires de la rétine sous l'influence de la lumière et du système nerveux.* 1884.

INTRODUCTION.

Des nombreux travaux publiés jusqu'ici sur la structure des yeux des Arthropodes se dégagent deux théories contradictoires. La première, la théorie classique, les considère comme un ensemble d'ocelles et les appelle des yeux composés. Elle est, comme on le sait, professée par la majorité des autorités scientifiques, dont je ne puis citer ici les noms, tant leur nombre est considérable; deux ans se sont à peine écoulés depuis que Plateau (1) a publié un historique complet des ouvrages traitant de ce sujet. Nous nous bornerons donc à citer Grenacher (2), dont le travail présente une étude très complète sur les yeux des Arthropodes et auquel la science est redevable de la nomenclature relative à cette branche de l'anatomie comparée.

L'argument principal des adhérents de cette théorie se base sur la présence, dans les yeux soi-disant composés, d'autant d'éléments transmetteurs de la lumière qu'il y a d'éléments récepteurs de la sensation lumineuse. Comme éléments transmetteurs de la lumière sont considérés les cônes cristallins et comme récepteurs : les bâtonnets nerveux. Toutefois, suivant Grenacher, ces derniers sont composés de deux parties : 1° de cellules rétiniennes; 2° du rhabdôme formé aux dépens de ces cellules. Claus (3), dans son travail sur l'organisme des Phronimidés, émet les suppositions suivantes sur le fonctionnement des deux parties en question : ou bien, dit-il, les cinq cellules des bâtonnets représentant les éléments sensibles sont en rapport avec les fibres nerveuses, et, dans ce cas, le rhabdôme et le cristallin ne sont que des agents de transmission des rayons lumineux à la rétinule qui les transforme en sensation nerveuse; ou bien c'est le rhabdôme qui est le siège des terminaisons nerveuses réceptrices. Claus conclut, conformément aux résultats obtenus par Grenacher, que la seconde hypothèse est la seule admissible.

La seconde théorie considère les yeux des Arthropodes comme des yeux simples, mais modifiés. Elle ne possède pas autant de défenseurs que la première et quoique Leydig (4) l'ait énoncée dès 1855, elle peut être qualifiée de récente : ce sont, en effet, des travaux de fraîche date qui l'ont assise sur une base solide. Parmi ceux-ci, je dois citer en première ligne celui de Ray Lankester et Bourne (23) qui, par l'étude comparative des yeux des Scorpions et des Limules, sont arrivés à la conclusion que la différence, entre les yeux simples et les yeux soi-disant composés, ne consiste que dans une distribution plus régulière des éléments rétiniens et dans la subdivision de la cornée en facettes.

Puis ce fut Patten (6) qui présenta une étude importante ayant trait au sujet qui nous occupe aujourd'hui. Cet auteur détermina pour la première fois, d'une manière absolument précise, le rôle des différentes parties constitutives de l'œil. Ayant trouvé un nerf axial dans le rhabdôme et le cristallin, il confirma l'hypothèse émise par Claus et Grenacher. Il existe néanmoins une différence capitale entre la manière de voir de Patten et celle de ses prédécesseurs ; en effet, ces derniers considèrent les cristallins comme de simples conducteurs des rayons lumineux, alors que le premier les envisage comme une continuation directe du rhabdôme où se trouve la terminaison nerveuse. Grenacher fait dériver le rhabdôme des cellules rétiniennes. Patten, lui, soutient qu'elles sont indépendantes du premier et ne leur attribue d'autres fonctions que celles qui sont inhérentes à leur nature pigmentaire.

Par de nombreux diagrammes d'yeux simples de Mollusques et d'Araignées, ainsi que d'yeux composés de Crustacés et d'Insectes, Patten démontre l'identité essentielle de structure des deux sortes d'yeux.

Cependant les recherches récentes de Kingsley (7) sur l'embryologie des yeux de Crangon, de Reichenbach (24) sur l'embryologie d'Astacus fluviatilis, de Nusbaum (8) sur Mysis Chameleo, enfin celles de Patten ont assuré le triomphe définitif de la théorie nouvelle.

Tous ces auteurs sont d'accord quant à la première ébauche des yeux composés : c'est toujours une invagination épiblastique qui se sépare, peu à peu, de la couche qui lui a donné naissance. (Nusbaum décrit les premières ébauches des yeux des Mysis comme deux épaississements ectodermiques.) A raison de ces faits embryologiques, il est impossible de considérer les yeux des Arthropodes comme une agglomération d'ocelles.

Il résulte de ces théories contradictoires de graves inconvénients pour celui qui désire entreprendre une recherche physiologique à ce sujet et notamment lorsque, pour l'interprétation des expériences, il veut se servir des données morphologiques jusqu'ici acquises.

M. le professeur Carl Vogt m'a proposé de faire l'étude des changements dans la disposition histologique du pigment sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Invertébrés.

A cette occasion, je suis heureuse de pouvoir exprimer ma profonde gratitude à mon éminent professeur M. Carl Vogt, pour les conseils et les bonnes paroles qu'il a bien voulu m'adresser pendant toute la durée de mon travail.

Des recherches analogues ont été faites, il y a deux ans, par M^lle^ Micheline Stefanowska (9) sur les Arthropodes et en particulier sur les Insectes. Les résultats de ses recherches l'ont conduite aux conclusions suivantes : dans l'obscurité, le pigment se ramasse en amas compacts, surtout à la base des cônes ; les cellules pigmentaires contractées, recouvrent une partie moindre des éléments de l'œil. A la lumière, le pigment est réparti beaucoup plus uniformément, les cellules pigmentaires s'allongent dans les deux directions : vers la cornée et vers la rétinule.

Les résultats de recherches analogues, ayant pour objet les Vertébrés, ont été communiqués en 1884, par Engelmann (25) et Van Genderen Stort. Les voici sommairement : Dans les yeux de Rana, placés dans l'obscurité, les franges des cellules pigmentaires sont contractées et n'entourent que la partie distale des bâtonnets et des cônes rétiniens; à la lumière, par contre, elles s'étendent considérablement et parviennent jusqu'à la membrane limitante externe, enveloppant complètement ces derniers. Ces auteurs ont également observé des mouvements dans les cônes eux-mêmes et constatèrent qu'ils suivent dans leurs mouvements, la direction du mouvement des cellules pigmentaires.

On voit donc que les mouvements du pigment dans les yeux des Anthropodes et des Vertébrés tendent vers un même but : la protection des parties qu'il entoure; ce qu'exprime M^{lle} Stefanowska en disant : " Nous savons que l'œil des Vertébrés possède la faculté d'adapter la disposition de son pigment à la quantité de lumière qui le frappe, et nous venons d'établir que cette adaptation se trouve dans un œil construit sur un type complètement différent du premier, celui des Arthropodes. „

J'ai commencé mes études expérimentales sur une classe d'Arthropodes que M^{lle} Stefanowska n'a pas étudiée dans son travail, c'est-à-dire les Crustacés. J'y ai presque limité mes recherches. C'est d'une part, la constatation des lacunes existantes dans la connaissances que l'on a sur la structure histologique des yeux des Crustacés, constatation amenée par l'examen de mes coupes et la consultation de travaux spéciaux, et de l'autre les opinions contradictoires quant à la signification morphologique et physiologique de différents éléments de ces yeux, qui m'ont conduite à faire des recherches morphologiques sur les yeux en général.

Dans ces recherches, j'ai concentré spécialement mon attention sur les yeux de Gammarus et d'Astacus fluviatilis, ces animaux étant le plus facilement à ma portée. Dans le choix du matériel nécessaire à mes études physiologiques, le travail de Grenacher m'a servi de guide. Cet auteur, sans établir une classification spéciale des yeux des Crustacés, les décrit dans l'ordre qui résulte de la supériorité relative de l'organisation entière de l'animal.

J'ai fait aussi des expériences sur beaucoup d'espèces d'Araignées, malheureusement la difficulté des coupes, causée par le dimorphisme qui existe chez cette classe d'Arthropodes, ne me permet pas d'en communiquer tous les résultats ; seules Lycosa hortensis, Epeira diadema et Linyphia triangularis ont pu me servir avantageusement.

En ce qui concerne l'étude de l'influence de la lumière et de l'obscurité sur le mouvement du pigment et des cellules pigmentaires dans les yeux d'Arthropodes, nous nous sommes posé les quatre problèmes suivants :

1° Déterminer dans la position du pigment et des cellules pigmentaires les changements maxima occasionnés par leur mouvement à la lumière et dans l'obscurité.

2° Apprécier le temps nécessaire pour obtenir ces deux positions maxima.

3° Étant donnée la position maximum du pigment dans l'obscurité, déterminer l'unité de temps nécessaire pour provoquer le moindre changement de la position du pigment et des cellules pigmentaires dans les yeux exposés à une lumière dont l'intensité est connue.

4° Indiquer l'influence de deux lumières, à intensités différentes, sur la rapidité des changements de la position du pigment et des cellules pigmentaires.

Ce n'est du reste que grâce à Astacus fluviatilis que je suis parvenue à répondre avec plus ou moins de précision aux questions ci-dessus mentionnées, n'ayant jamais éprouvé de bien grandes difficultés à me procurer cette espèce.

TECHNIQUE.

Après m'être assurée du bon état de santé des animaux que je désirais étudier, je plaçais une série de la même espèce d'animaux dans une obscurité complète, alors qu'une seconde série restait directement exposée à la lumière solaire (entre onze heures du matin et quatre heures de l'après-midi). Presque toutes les expériences se firent en été. Toutes les heures, je fixais une partie de ces animaux, afin de déterminer l'influence du nombre d'heures sur la progression du pigment dans les cellules pigmentaires et sur la configuration des cellules mêmes.

Ainsi je laissais les animaux à l'obscurité de 1-8 heures. J'usais du même procédé pour les animaux exposés à l'action des rayons solaires.

Tandis qu'il était facile de conserver les premiers vivants jusqu'à la fin de l'expérience, la chaleur des rayons solaires directs tuait ordinairement les autres après deux ou trois heures; d'autres Crustacés plus délicats périssaient déjà après un quart d'heure, par exemple Bythotrephes. Si je réussissais à conserver les animaux plus longtemps à la lumière, ils perdaient leur vivacité. En face de ces inconvénients multiples, je me décidai à tenter mes expériences à la lumière électrique. On mit à ma disposition une lampe électrique dont l'intensité égalait 80 becs de gaz. Malgré le peu de chaleur se dégageant de la lampe, les Ecrevisses, mes sujets d'alors, perdirent de leur force et déclinèrent.

Les procédés décrits ci-dessus m'ont donné les réponses à trois des quatre problèmes, que je m'étais promis de résoudre. Ils ont déterminé : 1° les changements maximum dans la position du pigment et des cellules pigmentaires à l'obscurité et à la lumière, 2° le temps nécessaire pour obtenir ces deux positions et 3° l'influence de l'intensité lumineuse sur la rapidité de ces changements.

Pour résoudre la quatrième question, celle de l'unité de temps pour produire le minimum de changement dans la position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière, j'ai procédé comme suit : les animaux soumis à l'épreuve furent fixés, une première série, immédiatement après avoir été retirée de l'obscurité, puis d'autres séries, toutes les cinq minutes pendant la durée de deux heures.

Une des conditions importantes pour la bonne réussite des expériences réside dans la valeur du fixatif. Cette valeur doit se dévoiler notamment dans la rapidité de l'action, car, avant toutes choses, il s'agit dans ces sortes d'expériences de saisir la nature sur le vif. Au commencement de mes études j'avais suivi la méthode indiquée par M^lle^ Stefanowska (9), je fixais les yeux par l'acide osmique. Mais me trouvant à Villefranche et faute de ce dernier réactif, j'ai été forcée d'employer la liqueur de Kleinenberg, fixatif renommé pour les Arthropodes; l'emploi de cette liqueur m'a permis d'obtenir les résultats les plus surprenants sur Palaemon squilla et Galathea squamifera. Dernièrement même, pour fixer les yeux, je me suis servie de la solution du sublimé corrosif dans l'eau distillée chauffée jusqu'au point d'ébullition. La concentration de ce réactif rend son action si rapide que les petits Crustacés y meurent dans une durée de temps difficile à apprécier; quant aux grands Crustacés, un quart d'heure suffit amplement à produire la fixation des tissus. Grâce à cette propriété du sublimé chauffé, je n'ai pas eu besoin de couper la tête aux animaux de petite taille, ni de la partager en deux, pour préserver les cellules pigmentaires de l'action des centres nerveux, comme le faisait M^{lle} Stefanowska, le cerveau ainsi que les cellules étant fixés également vite. Pour la fixation des yeux d'Astacus et de Palaemon, je les séparais ordinairement du reste du corps pour faciliter la pénétration du réactif, la couche de chitine s'y trouvant fort épaisse. Je puis donc affirmer, en ce qui concerne du moins la fixation des éléments de l'œil des Arthropodes, qu'entre ces trois réactifs, dont j'ai essayé l'action sur Gammarus et Astacus (et qui, dans les mêmes conditions, me donnaient les mêmes résultats), je dois donner la préférence au sublimé chaud et cela pour la cause que je viens de signaler plus haut. J'ajoute même que ce n'est pas là son unique avantage.

L'acide osmique présente un inconvénient, celui de noircir les tissus, difficulté que M^{lle} Stefanowska surmontait en traitant les yeux, ainsi fixés, par l'acide oxalique; quant à moi, j'avoue que malgré l'emploi de l'acide oxalique, je ne réussissais jamais à éclaircir complètement mes préparations. Ici toutefois se présente un fait plus important; les tissus traités par l'acide osmique sont difficilement colorés par les deux meilleurs colorants : le carmin picrique et le carmin boracique. J'ai été obligée d'attendre une semaine pour les yeux d'Astacus, avant que la matière colorante ait pénétré dans la préparation et c'était encore une bonne chance lorsque cette pénétration se trouvait être complète

— la chitine y étant pour quelque chose. Au contraire, après la fixation par le sublimé, le carmin picrique et le carmin boracique donnaient des colorations de toute beauté dans un temps relativement court (ceci n'est pas sans influence sur la fraîcheur des tissus). Ceux qui s'occupent d'études histologiques savent bien l'importance des colorations dans ces sortes de recherches.

La coloration achevée, les yeux étaient lavés dans une série d'alcools commençant par 70 °/₀ et montant jusqu'à 100 °/₀. Après ce moment commençait un long procédé de paraffinage et d'éclaircissement des yeux. Pour arriver à ce dernier résultat, j'employais le chloroforme; toutefois, pour prévenir le ratatinement des tissus par le passage brusque d'un liquide moins dense dans un autre plus dense (de l'alcool au chloroforme), je mettais d'abord les yeux dans un mélange d'alcool absolu et de chloroforme; lorsque les préparations tombaient au fond du bocal, c'était un signe que le chloroforme avait complètement pénétré dans les yeux. Je les mettais alors dans la paraffine dissoute par le chloroforme et je chauffais lentement la solution au bain-marie à une température de 30—35° pour faciliter le remplacement du chloroforme par la paraffine. Après une heure je changeais la paraffine qui, cette fois, servant à l'inclusion définitive, devait avoir une consistance déterminée par la consistance de l'œil destiné à être coupé. Pour que l'inclusion fût complète, je laissais les préparations dans la paraffine six heures de suite. Naturellement Bythotrephes n'exigeait pas ce temps-là, une demi-heure était suffisante, car un séjour plus long eût été nuisible à la fraîcheur des tissus. C'est grâce à ce procédé que je suis arrivée à faire des coupes d'yeux de Crustacés, dont le test est fortement chitinisé, sans avoir eu besoin de recourir à l'emploi de la machine pneumatique, comme le faisait M^lle^ Stefanowska. Ces coupes faites à l'aide du microtome de Schanze avaient une épaisseur de $^1/_{100}$ — $^1/_{200}$ de milimètre.

Pour traiter les yeux d'Astacus, dont le pédoncule oculaire est incrusté de calcaire, j'ai dû employer des procédés spéciaux. Ne pouvant enlever l'enveloppe chitineuse du pédoncule sur les yeux frais ou durcis, sans endommager les parties molles, j'ai dû recourir au collodionage des coupes. J'ai essayé, pour éviter ce procédé lent et ennuyeux, d'enlever l'enveloppe dure du pédoncule sur l'œil paraffiné; l'inclusion de l'œil par la paraffine retenait sur place la cornée avec les parties molles sous-jacentes. Dès ce moment, les coupes de l'œil d'Astacus fluviatilis, qui semblaient au commencement devoir être hérissées de difficultés insurmontables, sont devenues toutes simples et faciles.

Comme je ne me suis pas bornée exclusivement à l'étude des changements du pigment sous l'influence de l'obscurité et de la lumière dans les yeux des Arthropodes et que je désirais aussi examiner les yeux mêmes, j'ai été obligée de les dépigmenter pour voir les détails de leur structure, masqués qu'ils sont par l'abondance du pigment. Dans ce but, j'essayai la méthode de Mayer (10), qui repose sur l'action du chlore qui se dégage sur le pigment; avec ce procédé qui toutefois est nuisible aux tissus, l'on fait agir l'acide chlorhydrique sur le chlorate de potasse. J'ai préféré de beaucoup employer le mélange de Grenacher (2); mais avant d'y mettre les yeux, je les colorais au carmin boracique ou picrique, obtenant ainsi une coloration rouge foncée qui rendait les noyaux très distincts; les tissus pourtant se ratatinaient sensiblement.

Pour la même cause, je ne me contentais pas de coupes longitudinales et transversales, mais je soumis les yeux à la macération afin de dissocier les différentes parties de l'œil. Dans ce but, j'ai eu recours à la méthode indiquée par Patten (6). C'est surtout la liqueur de Müller qui m'a rendu de grands services dans l'étude histologique des yeux; malheureusement son action est très lente. Ainsi la macération complète des éléments oculaires d'Astacus fluviatilis réclamait au moins un mois. Cette liqueur est surtout favorable pour les cellules pigmentaires et leurs prolongements hyalins. La macération des cônes cristallins des auteurs s'effectue avec plus de succès et plus de rapidité dans l'acide acétique concentré ou dans un mélange de cinq gouttes d'acide sulfurique avec 30 grammes d'eau distillée. Un séjour de 48 heures suffisait pour mener la macération à bonne fin.

Enfin, pour voir dans les cristallins les terminaisons nerveuses décrites par Patten, j'ai eu recours à un réactif renommé pour ce genre de recherches, le chlorure d'or. Dans ce but, je suivis la méthode conseillée par Lœwit, qui, avant de plonger un fragment du tissu dans le chlorure d'or, le mettait durant 10 minutes dans l'acide formique au tiers; en sortant du chlorure d'or, la préparation est placée de nouveau dans l'acide formique de même concentration pendant 24 heures; on substitue ensuite à ce dernier de l'acide formique pur. Les deux dernières réactions se font dans l'obscurité. Ce procédé a le désavantage de gâter complètement les tissus de l'œil, à raison de l'action trop énergique de l'acide formique pur. En supprimant le dernier traitement, j'ai réussi à obtenir un bon résultat. J'ai essayé l'action du chlorure d'or sur les terminaisons nerveuses par la seconde méthode de Ranvier ; elle ne m'a donné aucun résultat.

Je saisis l'occasion d'adresser ici l'expression de ma reconnaissance à M. le docteur Maurice Jaquet pour les conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer.

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES.

Gammarus Roeselii.

Planche XVI, fig. 1 à 5.

L'œil de Gammarus a été l'objet des études de Sars (12) et de Grenacher (2). Sars distingue parmi les éléments de l'œil, outre le cône cristallin qui se continue en un cordon, une enveloppe pourvue de pigment qui protège les deux parties du cône. Il signale encore la présence de petits points fortement réfringents, placés du côté du nerf optique; il les assimile avec la partie prismatique interne de l'œil de Mysis. La description de l'œil de Gammarus locusta et de Talitrus saltator donnée par Grenacher n'est pas plus complète. L'auteur constate lui-même que, faute de bonnes coupes transversales, il n'a pas pu déterminer la quantité des cellules, qui constituent la rétinule; il a également échoué lorsqu'il a voulu préciser la forme du rhabdôme.

La limite postérieure de l'œil de Gammarus doit être portée plus loin que ne l'ont fait les deux auteurs mentionnés ci-dessus : nous avons constaté dans nos observations la présence de cellules pigmentées placées au delà des parties de l'œil, décrites par Grenacher et Sars et qui se trouvent en relation avec elles (fig. 1 et 2 comparer avec nº 2, pl. IX, fig. 99).

Sous la cornée lisse (fig. 1 et 2, *cr.*) se trouve une couche de cellules aplaties à grands noyaux, désignée sous le nom d'hypoderme (fig. 1 et 2, *hy. c.*); elle n'est que la continuation de la couche chitinogène qui recouvre le corps entier de l'animal. La seule différence qui existe entre celle-ci et l'hypoderme cornéen consiste en ce que les cellules de la première sont cylindriques, tandis que le grand axe des cellules de l'hypoderme devient transversal.

Sur une coupe longitudinale de l'œil, on aperçoit, sous l'hypoderme, une rangée d'éléments hyalins, entourés des cellules pigmentaires, dont les noyaux se groupent suivant trois lignes parallèles perpendiculaires à l'axe de l'œil (fig. 1, *c. c.*, *st.*, *pg*^{1}, *pg*^{2}, *pg*^{3}). Pour avoir une idée nette de la structure des éléments constitutifs de l'œil ainsi que du rapport qui existe entre ces éléments, il faut avoir recours au procédé de macération. J'ai obtenu les meilleurs résultats, pour les éléments hyalins, par la macération dans le mélange d'acide sulfurique et d'eau de mer.

Si l'on examine les éléments hyalins in toto (fig. 1, *c. c.*, *st.*), on pourrait croire, à première vue, qu'ils sont composés de deux formations différentes, dont l'une est placée à la suite de l'autre. En effet, chacun de ces éléments peut être divisé en deux parties : l'une, la partie distale, est assez volumineuse et revêt la forme d'un cône tronqué dont la base regarde la cornée, l'autre, la partie proximale, est beaucoup plus mince. Ce passage brusque de la partie distale élargie de l'élément hyalin à la partie proximale mince, masque la véritable relation qui existe entre elles. Ce n'est qu'en opérant une coupe longitudinale par les parties de l'élément hyalin, qu'on voit que la partie distale passe à la partie proximale sans présenter aucune ligne de démarcation (fig. 3, *c.*, *st.*).

Le dernier résultat de nos recherches nous met en contradiction avec Grenacher, qui considère les deux parties en question comme deux éléments différents. Grenacher appelle cristallin la partie distale de l'élément hyalin et rhabdôme la partie proximale du même élément. Au contraire, la relation que nous venons d'établir entre les deux parties de l'élément hyalin de l'œil de Gammarus serait conforme aux résultats des recherches de Patten sur les yeux des Crustacés supérieurs ; c'est pourquoi nous préférons appeler avec Patten l'élément entier — le rétinophore, sa partie distale élargie ou cristallin des auteurs — le calice (fig. 3, *c.*), et sa partie proximale ou rhabdôme de Grenacher — le style (fig. 3 *st.*).

Le calice est composé de deux parties, dont l'une est superficielle, et de substance granuleuse (fig. 3, *en. p.*), et l'autre d'un contenu hyalin, qui a nom cône cristallin. La substance granuleuse du calice n'est visible que dans les deux tiers antérieurs de sa longueur totale. Elle forme une enveloppe protoplasmique du calice qui renferme deux noyaux réniformes appelés noyaux de Semper (fig. 3, *n. rph.*) ; ces derniers correspondent aux noyaux du rétinophore de Patten. On voit sur une coupe transversale du calice qu'il est composé de deux parties soudées dans leur longueur (fig. 5, *a.*). J'ai souvent observé dans l'intérieur du cône, un corps très réfringent, dont la grosseur n'était pas constante et dont les contours étaient parallèles aux contours du calice. Je ne saurais rien dire quant à la signification de cette conformation.

Une série de coupes transversales, passant par le style, montrent à son pourtour la présence de quatre ailes longitudinales qui furent mentionnées par Grenacher (fig. 5, *t.*). Ces ailes s'accentuent de moins en moins, à mesure que le style diminue de diamètre, pour disparaître complètement ; alors il revêt la forme d'un filament grêle (fig. 5, *c.*). Je n'ai jamais pu suivre le prolongement filamenteux du style jusqu'à la membrane basale, de même qu'il m'a été impossible de déterminer le nombre de parties diverses qui entrent dans la constitution du style. La forme en croix, qui distingue la coupe transversale du style, ne saurait être invoquée en faveur de la supposition d'un style composé de quatre cellules. Au contraire, nous avons obtenu des coupes qui montraient un dédoublement du calice, concurremment avec un dédoublement du style.

Nous avons constaté plus haut, dans chaque groupe des cellules pigmentaires entourant le rétinophore, la présence de trois séries de noyaux (fig. 4, n^1. *pg*, n^2. *pg*, n^3. *pg*.). Ces trois sortes de noyaux appartiennent aux trois verticilles des cellules pigmentaires, qui se groupent l'un à la suite de l'autre, formant ainsi une enveloppe presque complète du rétinophore (fig. 4 *pg*, pg^2, pg^3.). On acquiert une idée nette de la forme des cellules des trois verticilles, et du rapport qui existe entre elles, si l'on dissocie les éléments de l'œil par la macération des yeux dans la liqueur de Müller : six à huit jours sont suffisants pour rendre possible la dissociation de l'œil. Les cellules sont disposées par cinq dans chaque verticille. Celles du verticille externe recouvrent la plus grande partie du calice et se prolongent en arrière pour couvrir aussi le style (fig. 4, pg^1.). Ces cellules, larges et lamelleuses dans la partie externe qui recouvre le calice, possèdent des bords latéraux également libres. A la limite du calice et du style, elles perdent leur individualité, se soudent ensemble et en même temps deviennent plus épaisses mais moins larges. Ces cellules portent des noyaux (fig. 4, n^1. *pg*.) dans leur partie distale un peu épaissie en cet endroit. Leur pigment paraît noir et abondant.

Les cellules du verticille interne s'aperçoivent facilement : elles occupent le tiers postérieur de l'œil (fig. 4, pg^3). Elles sont aplaties comme les premières, et comme elles sont pourvues d'un énorme noyau (fig. 4, n^3 *pg*.); elles semblent porter une bosse à l'endroit où se trouve ce dernier. C'est ainsi que vues de face elles offrent l'aspect d'un corps lamelleux avec une faible pigmentation, tandis que, vues de profil, elles sont filamenteuses et ce n'est qu'à l'endroit où surgit le noyau qu'on observe un épaississement. Dans le même verticille, les noyaux des cellules ne sont pas placés à la même hauteur, on peut compter ordinairement trois cellules dont les noyaux sont placés à leur extrémité proximale et deux cellules les ayant à l'extrémité distale. Vers l'intérieur de l'œil, près de la membrane basale, l'extrémité proximale des cellules devient pointue et porte un prolongement hyalin qui, réuni aux prolongements des autres cellules du même verticille, forme un seul et unique filament, servant à retenir les cellules à la membrane basale.

Les cellules du verticille moyen, faiblement pigmentées, sont pourvues d'un noyau ovalaire (fig. 4, n^2, *pg.*). Leurs prolongements antérieurs recouvrent les prolongements postérieurs ou internes des cellules du premier verticille ; en arrière, ils se continuent sur les cellules du verticille interne. Il nous serait difficile de tracer exactement les limites des cellules de ces trois verticilles, car malgré l'emploi de la méthode de macération nous ne pûmes le plus souvent arriver à les séparer complètement; quand elles étaient disjointes, elles ne paraissaient pas être complètes.

Les cellules du verticille externe et moyen correspondent à la rétinule de Grenacher. Celles du verticille interne n'ont pas été décrites par cet auteur.

De cet aperçu de la structure des cellules pigmentées qui enveloppent les éléments hyalins de l'œil, nous devons conclure que les cellules pigmentées chez Gammarus se groupent en trois verticilles, qui se suivent d'avant en arrière, formant une enveloppe complète autour d'un axe hyalin ; ces cellules sont indépendantes de cet axe, car elles s'attachent à la membrane basale par des filaments propres.

Souvent nous avons observé sur le calice des lignes très fines avec de nombreuses ramifications ; dans certains cas nous avons pu voir, d'une manière tout à fait nette, grâce à l'action du chlorure d'or qui les avait colorés en noir (fig. 3, *n. ex.*) deux rameaux nerveux s'épanouir à la surface du calice. Leurs ramifications étaient surtout abondantes près de la face distale du calice. Nous avons pu suivre les deux filaments nerveux sur le style et distinguer des réseaux délicats à la surface des cellules pigmentaires postérieures.

Le nerf axial, que Patten a trouvé dans le rétinophore, ne s'est pas montré clairement à nous chez Gammarus; il est vrai que sur les coupes transversales du style nous aperçûmes constamment, au centre de la croix, un point fortement réfringent (fig. 5, *t.*), mais comme nous ne l'avons jamais traité par un réactif qui aurait pu nous indiquer sa nature nerveuse, il nous est impossible d'exprimer notre opinion à ce sujet.

BRANCHIPUS.

Planche XVI, fig. 10 et 11.

Grenacher (2), Claus (16) et Patten (6) ayant décrit d'une manière détaillée les yeux de Branchipus, nous nous sommes bornée, en ce qui concerne la structure oculaire de ce crustacé, aux faits dont la constatation dans les yeux de Gammarus, nous ont placée en contradiction avec les recherches de Grenacher, c'est-à-dire : 1° au passage du cristallin en rhabdôme et 2° aux relations entre les cellules rétiniennes et le rhabdôme.

L'examen attentif des coupes longitudinales des yeux pairs de ce crustacé (fig. 11, comparer avec n° 2, pl. X, fig. 107), ainsi que celui d'yeux soumis à la macération dans l'eau de mer et dans l'acide sulfurique, nous a convaincue que le cône cristallin passe en rhabdôme ou style sans solution de continuité, formant un axe hyalin, qu'il faudrait, par analogie avec le cas précédent, appeler rétinophore. Nous avons aussi pu nous convaincre de l'indépendance complète de cet axe d'avec les cellules rétiniennes. Si l'on examine la terminaison interne des yeux près de la membrane basale, là où s'épanouissent les filaments du nerf optique, sur des coupes de $^1/_{100}$ — $^1/_{200}$ m.m. d'épaisseur, on voit, à un faible grossissement, un espace qui sépare l'œil des terminaisons du nerf optique, comme le prouve le dessin de Claus (n° 16, pl. VII, fig. 7). Mais un fort grossissement démontre que cet espace est rempli de filaments, dont les uns sont complètement hyalins et dépourvus de pigment, tandis que les autres portent les grains pigmentaires qui viennent depuis la zone des filaments nerveux (Nervenbündelschicht) (fig. 10 et 11, *pr. rph*, *pr. pg.*). Les filaments pigmentés se groupent par cinq et se continuent avec les cellules de la rétinule ou les cellules pigmentées de chaque rétinophore. Au milieu de chaque groupe formé par les cinq filaments pigmentés se trouve un filament hyalin qui, avant de s'attacher à la membrane basale, se divise en deux branches qui, elles aussi, se subdivisent encore. Ce filament n'est autre chose que la terminaison grêle du rétinophore reliant ce dernier à la membrane basale. Par conséquent, le rétinophore est indépendant des cellules rétiniennes.

ASTACUS FLUVIATILIS.

Planche XVII, fig. 1 à 9.

Presque tous les naturalistes qui se sont occupés de la structure oculaire des Arthropodes, se sont adonnés à l'étude des yeux de cette espèce, quelques auteurs se limitant à telle ou telle partie de l'œil, les autres décrivant l'organe en entier. Parmi les premiers je dois citer l'éminent naturaliste Schultze (13), parmi les seconds : Gotsche (14), Leydig (4) et Lemoine (15).

Les yeux d'Astacus fluviatilis appartiennent à la catégorie des yeux à facettes. En effet, l'examen des coupes transversales, passant par la cornée, montre que cette dernière est divisée en facettes quadrangulaires (fig. 5), qui peuvent pourtant revêtir une forme pentagonale ou hexagonale. Au milieu de chaque facette il y a un enfoncement qui prend tantôt la forme d'une croix, tantôt un aspect circulaire ; cet enfoncement semble correspondre aux ouvertures trouvées dans chaque cornéule par Dugès. Sur une coupe longitudinale de l'œil on peut observer trois couches de la cornée qui diffèrent par l'intensité de la coloration que leur donne le carmin : l'une d'elles, externe, très réfringente, paraît être continue ; elle est suivie d'une série de lentilles biconvexes se colorant fortement par le carmin boracique. Ces lentilles sont séparées les unes des autres par des espaces plus clairs dont l'intensité de coloration est la même que celle de la couche interne et dernière de la cornée (fig. 1 et 2, *cr.*).

Sous la cornée se groupent les éléments que nous appellerons, comme dans l'œil de Gammarus, les rétinophores (fig. 1 et 2, *c. c.*, *st.*, *pl.*) ; leur nombre correspond à celui des facettes de la cornée ; chacun d'eux est entouré de cellules pigmentaires (fig. 1 et 2, pg^1, pg^2, pg^3), qui, à première vue, dans les yeux ayant séjourné longtemps dans l'obscurité, forment deux zones noires : l'une externe ou distale, l'autre interne ou proximale (fig. 1).

Entre la cornée et les rétinophores on trouve l'hypoderme dont les cellules sont différenciées (fig. 1 et 2, *hy. c.*). Deux cellules hypodermiques se rapprochent et forment des tablettes quadrilatérales qui recouvrent la face externe de chaque rétinophore. La face distale des tablettes est légèrement concave afin de recevoir la convexité de la cornéule, tandis que la face proximale est fortement concave, car elle s'applique contre la surface distale du rétinophore dont la convexité est bien prononcée. Chacune de ces tablettes quadrilatérales porte deux noyaux dans les deux angles opposés des tablettes (fig. 2, *n. hy. c.* et fig. 6).

La macération des yeux d'Astacus dans la liqueur de Müller permet d'observer les rétinophores séparés de leurs enveloppes pigmentaires. Les coupes longitudinales des yeux qui ont séjourné à l'obscurité se prêtent également à cette sorte d'études. Sur de telles préparations on voit que le rétinophore change de forme : ainsi, dans sa partie antérieure, il offre la forme d'un parallélipipède (fig. 1, *c. c.*); plus loin il s'amincit (fig. 1, *st.*) pour s'élargir de nouveau dans son quart postérieur, où il prend l'aspect d'un corps fusiforme (fig. 1 et 2, *pl.*).

La partie antérieure du rétinophore, correspondant au calice de l'axe hyalin de l'œil de Gammarus, se trouve composée de deux parties qui, sous l'influence de l'acide acétique, prennent un aspect différent. Une de ces parties que nous appellerons la substance fondamentale du calice, revêt un aspect granuleux avec des grains assez volumineux; l'autre présente des granules très fins de sorte qu'elle apparaît presque homogène. La partie hyaline du calice est la plus étendue : la substance granuleuse ne se trouve que dans la partie antérieure et dans la partie postérieure du calice; dans la partie moyenne, presque exclusivement formée par le contenu hyalin, elle est réduite à une simple membrane. La partie antérieure contient quatre grands noyaux qui se placent dans les quatre angles du calice (fig. 1 et 2, *n. rph.*). Ces noyaux correspondent aux noyaux de Semper des auteurs, ou bien encore aux noyaux du rétinophore de Patten. Le calice est composé de quatre segments ; on constate ceci en consultant les coupes transversales de l'œil d'Astacus (fig. 7 et 8, *c.*). On peut voir déjà sa composition en examinant les rétinophores soumis à la macération. Pour examiner la forme du contenu hyalin du calice ou du cône cristallin, il faut se servir de l'acide acétique concentré. On voit alors qu'il est composé de quatre segments longitudinaux qui donnent des prolongements en avant et en arrière. Les quatre prolongements antérieurs du cône sont courts, les postérieurs longs; ces derniers plongent dans la substance granuleuse du calice (fig. 1 et 2, *c. c.*). Schultze compare les prolongements postérieurs à des doigts de gants.

Comme nous avons eu l'occasion de le mentionner plus haut, le rétinophore s'amincit dans sa partie postérieure. Cet amincissement, que nous appellerons le style, correspond à la partie postérieure amincie du rétinophore de l'œil de Gammarus. Le style avant de se transformer en un corps fusiforme qui constitue en somme la partie proximale du rétinophore d'Astacus, s'élargit un peu, parce que les quatre segments dont il est composé, en s'aplatissant considérablement sur les côtés, deviennent plus larges et plus indépendants (fig. 4).

Nous ne sommes pas d'accord avec Schultze quant au passage de la partie mince du cristallin dans le corps fusiforme qui le suit, corps auquel cet auteur donne le nom de bâtonnet. D'après Schultze, la partie postérieure du cristallin (le style d'après notre nomenclature) se termine par quatre filaments ténus qui embrasseraient l'extrémité distale du bâtonnet nerveux. Nous aussi, nous avons observé ces filaments, mais nous les avons poursuivis au delà de la limite que leur a tracée Schultze. Sur les yeux dissociés après la macération dans la liqueur de Müller, nous avons vu les filaments hyalins au nombre de quatre (fig. 4) s'épanouir à la surface du bâtonnet ou corps fusiforme du rétinophore; ces filaments se continuent au delà de la terminaison proximale du corps fusiforme d'un côté, ainsi que sur le style de l'autre.

La partie postérieure du rétinophore qui présente un épaississement fusiforme, correspond au rhabdôme de Grenacher ou pédicelle de Patten (fig. 1 et 2, pl. XVII). Nous nous approprions la dernière nomenclature vu la divergence qui existe entre les résultats de nos recherches et ceux de Grenacher quant à la signification morphologique de la partie en question.

Le pédicelle nous montre sur une coupe transversale la forme d'un rectangle dont les deux axes auraient une longueur différente (fig. 9, pl. XVII). Je n'ai jamais pu voir la division en quatre de la coupe transversale du pédicelle, d'où l'on pourrait conclure à l'existence de quatre segments longitudinaux. L'extrémité antérieure du pédicelle se continue en style, l'extrémité postérieure, avant d'atteindre la membrane basale, se transforme en un filament hyalin très grêle. La surface du pédicelle offre des dessins singuliers (fig. 1, pl. XVII). Sur des coupes longitudinales d'yeux d'Astacus, fixés par le sublimé corrosif et dépigmentés par la liqueur de Grenacher, l'on voit tantôt des espaces enfoncés alternant avec des espaces saillants, les premiers étant limités par des lignes courbes dont la concavité était tournée au dehors, les seconds, au contraire, par des lignes courbes avec concavité à l'extérieur ; tantôt une ligne brisée traversant le milieu du pédicelle depuis son sommet jusqu'à la base ; de cette ligne en partaient d'autres transversales qui divisaient la surface du pédicelle en deux rangées de polygones. Dans le premier cas les espaces enfoncés sont complètement clairs et portent au milieu des points sombres ; dans le second cas, les côtés des polygones sont sombres et saillants, tandis que les espaces qu'ils limitent sont clairs et enfoncés et toujours pourvus de lignes plus sombres au milieu.

Nous ne saurions expliquer la structure du pédicelle d'après les aspects singuliers que présente sa surface. Patten, pour se rendre compte de sa structure, chez Penaeus, avait fait des modèles en cire. Voici les résultats auxquels il est arrivé : il admet une structure lamelleuse du pédicelle. Les lames formant le pédicelle sont construites suivant deux types, celles d'un des types alternent avec celles de l'autre. Leur épaisseur varie suivant qu'on les considère aux bords ou à l'intérieur. Pour l'intelligence de la structure des lames, Patten suppose deux axes dans une coupe transversale du pédicelle : un grand axe et un petit axe. Cet auteur désigne sous le nom de lames de premier ordre, celles qui atteignent la plus grande épaisseur suivant la direction du premier axe, et de lames de second ordre celles qui s'épanouissent le long du second axe. Les lames de premier ordre deviennent excessivement minces, presque membraneuses dans la direction de l'axe secondaire, tandis que leurs deux extrémités qui correspondraient aux deux pôles de l'axe primaire, revêtent la forme de boules et gardent l'épaisseur primitive. Les secondes lames sont creusées à l'endroit qui correspond aux épaississements en forme de boules dans les lames primaires. Les boules des lames primaires ont les surfaces externes enfoncées.

Schultze décrit autrement la structure du bâtonnet nerveux qu'il considère comme un organe nerveux terminal (Nervenend-Apparat). Suivant ce naturaliste, le bâtonnet est composé de quatre segments longitudinaux à structure lamelleuse : ils sont formés de couches, alternativement rouges et incolores; toutefois les segments sont disposés de telle sorte que la couche colorée de l'un d'eux correspond à la couche incolore des deux segments suivants. Les couches colorées semblent être plus épaisses que les incolores; les dernières sont recouvertes de pigment.

En examinant les coupes longitudinales de l'œil d'Astacus, on voit que les espaces entre les deux rétinophores sont occupés par des formations mêmbraneuses qui s'élargissent à mesure que le diamètre du rétinophore diminue (fig. 1 et 2, *m. rph.*). Ces formations atteignent la plus grande largeur avant la zone des noyaux des cellules pigmentaires internes (fig. 1 et 2, n^2. *pg.*) et semblent disparaître à cet endroit; en revanche, on peut observer une membrane à la surface des styles qui paraît être en rapport avec les formations décrites auparavant. Ces formations se sont produites par la fusion des membranes des rétinophores à l'endroit où ces membranes se touchent. Les coupes transversales viennent à l'appui de cette interprétation; dans la partie antérieure du rétinophore, à la hauteur de la zone pigmentaire externe, la membrane du rétinophore reste invisible; elle est soudée avec les parois du calice; plus loin on l'aperçoit sous la forme de carrés membraneux entre les arêtes des calices qui prennent ici une forme hexagonale (fig. 7, *m. rph.*). Derrière les prolongements postérieurs du cône cristallin du rétinophore, la membrane acquiert de l'importance; en effet, une coupe transversale faite à cette hauteur, montre que la membrane crée ici une zone hyaline avec des ouvertures circulaires, dans lesquelles se trouvent les quatre segments du rétinophore (fig. 8, *m. rph.*). Autour du style, la membrane devient de nouveau mince. Schultze nie l'existence de cette membrane dans les yeux des animaux adultes, quoiqu'il affirme son existence à l'état larvaire. Leydig, au contraire, dans la description des yeux d'Astacus, parle d'une membrane qui entoure chaque élément de l'œil et dans cette membrane il place les noyaux disposés à des hauteurs différentes.

Nous arrivons maintenant aux enveloppes pigmentaires que nous qualifions du nom d'externe et d'interne. L'enveloppe externe (dans les yeux qui ont séjourné longtemps dans l'obscurité) recouvre la partie distale du calice (fig. 1, pg^1). Elle est constituée par quatre cellules disposées à chaque angle dièdre du calice. Ces cellules placées sur un angle prennent une forme spéciale. Pour se représenter la forme de ces cellules, on pourrait les comparer à un livre ouvert dont les deux parties forment un angle droit (fig. 3). Chaque cellule s'étend ainsi sur la moitié de deux faces du calice, ce qui fait que la réunion des quatre cellules donne une enveloppe ininterrompue. Dans les angles, les cellules sont plus épaisses, c'est ainsi qu'à cet endroit elles semblent plus noires; c'est aussi depuis là qu'elles se continuent en arrière en un filament qui se place sur l'arête du calice et se confond avec la membrane enveloppante. Le long du style on ne les voit pas; en revanche, près du pédicelle, apparaissent les quatre filaments qui se continuent à la surface du pédicelle; ce sont les mêmes filaments dont nous avons parlé plus haut et que

Schultze considérait comme prolongements du cône cristallin. Ils paraissent être la continuation des filaments hyalins des cellules pigmentaires externes. Les cellules répandent aussi des prolongements hyalins du côté de la cornée à laquelle ces prolongements s'attachent (fig. 1 et 2, *pr.*^{1} *pg*^{1}, *pr.*^{2} *pg.*^{1}). Le pigment des cellules est noir.

La seconde enveloppe pigmentaire du rétinophore recouvre le pédicelle et le style (fig. 2, *pg*^{2}). Elle est composée de sept cellules qui vont depuis le plus grand épaississement de la membrane du rétinophore jusqu'à la membrane basale. Dans sa partie externe épaissie, ces cellules renferment de grands noyaux (fig. 1 et 2, *n*^{2}, *pg.*). Trois cellules sont ordinairement plus longues que les quatre autres, et des trois précédentes l'une domine les deux autres. Vu les différences de longueur de ces cellules, on observe sur une coupe longitudinale de l'œil d'Astacus, d'un côté du style, trois cellules qui se suivent de l'extérieur vers l'intérieur (fig. 1). Sur une coupe transversale on voit la disposition de ces cellules autour du pédicelle; vers leur partie antérieure qui correspond à la même extrémité du pédicelle, les cellules sont plus larges et plus intimement liées les unes aux autres dans les yeux qui ont été exposés à la lumière; dans la partie postérieure, elles deviennent de plus en plus minces et plus indépendantes; c'est sous forme de filaments grêles qu'elles aboutissent à la membrane basale (fig. 9, *pg.*^{2}). Les cellules en avant émettent des prolongements qui, suivant Patten, arrivent jusqu'à la cornée ; nous ne les avons vues que près du pédicelle ; Patten appelle ces prolongements, ainsi que ceux des cellules externes, des bacilles. Le pigment de ces cellules est également noir.

Leydig et Schultze mentionnent chez Astacus la présence de deux enveloppes pigmentaires décrites plus haut. Leydig parle même de noyaux des cellules postérieures, mais il les place dans la membrane entourant les rétinophores, ignorant qu'ils appartiennent aux cellules de l'enveloppe pigmentaire postérieure.

Il y a encore une catégorie de cellules pigmentaires qui contiennent le pigment jaune en forme de cristaux (fig. 2, *pg*^{3});

les noyaux de ces cellules se trouvent près de la membrane basale (fig. 1 et 2, n^3 *pg.*) ; les cellules mêmes ne sont pas grandes, elles atteignent la moitié postérieure du pédicelle ; leur quantité semble correspondre à la quantité des cellules précédentes; on les distingue tout au moins sur une coupe transversale de l'œil entre deux cellules précédentes (fig. 9, pg^3).

Nous n'avons pu, malgré l'emploi du chlorure d'or, constater chez Astacus l'existence de fibres nerveuses ni à la surface du rétinophore, ni sur les cellules pigmentaires. Il eût probablement fallu, pour rendre les terminaisons visibles, laisser agir le réactif plus longtemps.

Faute du matériel nécessaire pour nous livrer à des études morphologiques originales, concernant les autres crustacés soumis à nos expériences, nous avons dû recourir, pour la partie expérimentale de notre travail, aux descriptions données par divers savants.

Les yeux de Phronima ont été les sujets d'étude de Claus (3); cet auteur affirme l'insuffisance des recherches de Grenacher au sujet du fonctionnement de différents éléments de l'œil des Arthropodes; quant aux points qui mettent nos recherches en contradiction avec celles de Grenacher, Claus semble être d'accord avec ce dernier.

Pour la description des yeux des Arachnides, nous utilisâmes le travail de Grenacher (2). Les yeux de Galathea et Palaemon ont été décrits par Patten (6).

En vue de conserver la même nomenclature dans notre travail, nous nous permettrons d'employer le nom de rétinophore pour désigner l'ensemble du cristallin et du rhabdôme dans les yeux de Phronima, ainsi que pour les éléments hyalins de la rétine dans les yeux simples des Arachnides.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière et de l'obscurité.

CRUSTACÉS

Gammarus Roeselïi.

Pl. XVI, fig. 1 et 2., 3

Position du pigment et des cellules pigmentaires dans l'obscurité (fig. 1). — En examinant une coupe longitudinale de l'œil qui a séjourné pendant six heures dans l'obscurité complète, on voit deux bandes noires de pigment dont l'une correspond à la partie lamelleuse des cellules pigmentaires du verticille externe et recouvre le calice, et dont l'autre s'étend dans la zone des cellules pigmentaires du verticille interne ainsi qu'en avant de cette zone. La partie antérieure de la bande pigmentaire interne est plus noire que la partie tournée vers le ganglion optique. Le milieu de l'œil est complètement dépourvu de pigment. Les bords latéraux des parties aplaties des cellules extérieures sont écartés et permettent d'observer le calice.

Position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière (fig. 2). — Dans les yeux de Gammarus, exposés pendant deux heures à la lumière solaire directe, le pigment est réparti uniformément dans les trois sortes de cellules pigmentaires; sur une coupe longitudinale de l'œil il forme une bande noire continue. Les parties lamelleuses des cellules externes s'étalent considérablement et leurs bords latéraux se touchant, elles couvrent presque entièrement les calices dans les deux tiers postérieurs.

Mouvement du pigment et des cellules pigmentaires. — Le pigment qui, à l'obscurité, forme deux zones noires répondant aux extrémités de l'œil, effectue à la lumière un mouvement qui prend une direction différente dans les trois sortes de cellules pigmentaires : dans les cellules externes et internes, le pigment se rapproche de l'intérieur de l'œil; dans les cellules moyennes il se porte vers l'extérieur. Les parties lamelleuses des cellules extérieures s'étalent à la lumière suivant l'axe transversal.

PHRONIMA SEDENTARIA.

PLANCHE XVI, fig. 4 à 9.

Dans les deux sortes d'yeux dont ces animaux sont pourvus par le dédoublement du nerf optique, l'observation des changements que produit la lumière et l'obscurité dans la position du pigment et des cellules pigmentaires, est très difficile à saisir : d'abord à cause de la longueur excessive des cristallins dans les yeux frontaux et ensuite de la coloration dorée du pigment. La première cause ne nous a pas permis de constater les changements dans la configuration des cellules rétiniennes ou pigmentaires dans l'obscurité et à la lumière, cette observation se basant sur la longueur relative des éléments constituant l'œil. C'est pourquoi nous nous sommes bornée à constater la répartition des grains pigmentaires dans le protoplasme des cellules rétiniennes.

Position du pigment dans l'obscurité.

Yeux frontaux (fig. 6). Quand on observe les coupes longitudinales des yeux frontaux ayant séjourné pendant quelques heures dans l'obscurité, on est frappé par la beauté d'une bordure jaune assez intense qui pare la partie distale des cellules rétiniennes. Cette bordure se sépare brusquement des autres parties incolores par une ligne de démarcation très nette. Il est probable que la partie postérieure des cellules n'est pas complètement dépourvue de pigment, mais les grains étant très fins et leur quantité très minime, ils se confondent avec le contenu protoplasmique des cellules rétiniennes.

Yeux latéraux (fig. 8). — La même accumulation du pigment, que nous venons de constater dans les yeux frontaux, se laisse observer dans les yeux latéraux, avec cette différence pourtant, que le passage de la coloration jaune sombre de la partie antérieure des cellules pigmentaires à l'absence de coloration de leur partie postérieure, s'effectue graduellement.

Position du pigment à la lumière.

Yeux frontaux (fig. 7). — Rien de particulier dans les coupes longitudinales des yeux exposés à la lumière. La coloration jaune paille est uniforme pour les cellules rétiniennes entières, à l'exception de la partie antérieure qui est plus foncée, ce qu'on explique facilement par la plus grande quantité de pigment dans cette partie un peu élargie des cellules.

Yeux latéraux (fig. 9). — Mêmes observations pour les yeux latéraux.

Mouvement du pigment.

Les grains pigmentaires accumulés, à l'obscurité, dans la partie antérieure des cellules rétiniennes, subissent à la lumière un transfert vers la partie proximale de l'œil.

BRANCHIPUS.

Planche XVI, fig. 10 et 11.

Position du pigment et des cellules pigmentaires dans l'obscurité (fig. 10). — Dans les yeux qui ont séjourné six heures à l'obscurité, le pigment forme une zone noire compacte qui se concentre, dans la partie distale de l'œil, derrière le cône cristallin du rétinophore; il est donc accumulé dans la partie distale des cellules pigmentaires. La partie proximale de ces cellules jusqu'à la membrane basale est très faiblement pigmentée, à l'exception des traînées noires qui se placent le long des parois latérales du rétinophore. Chaque groupe des rétinules offre la forme d'un long tube à diamètre presque égal; ce n'est que vers l'extrémité distale que ce tube s'élargit par l'écartement des extrémités des cellules.

Position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière (fig. 11). — Le pigment est réparti presque uniformément le long des cellules, mais il est moins abondant dans la couche périphérique des rétinules que dans celle qui recouvre les parois du rétinophore. Le rétinophore est visible cette fois dans son tiers antérieur; les cellules pigmentaires sont beaucoup plus épaisses et serrées dans leur extrémité antérieure que dans l'extrémité postérieure.

Mouvement du pigment et des cellules pigmentaires. — Amassé à l'obscurité, le pigment effectue à la lumière un mouvement vers la partie proximale de l'œil. Les cellules pigmentaires s'étalant à la lumière, suivent en quelque sorte dans leur mouvement la direction du mouvement du pigment.

Nous avons également fait des expériences sur un autre Phyllopode, Bythotrephes longimanus, mais sans pouvoir observer les changements de position du pigment dans son œil médian exposé à la lumière ou mis dans l'obscurité. Nous attribuons la mauvaise réussite de nos expériences sur cette espèce de Crustacés à l'extrême sensibilité de l'animal à l'égard de la chaleur des rayons lumineux ; ceci est en rapport avec sa manière de vivre à vingt mètres de profondeur.

ASTACUS FLUVIATILIS.

Pl. XVII, fig. 1 et 2.

Position du pigment et des cellules pigmentaires dans l'obscurité (fig. 1). —Les cellules pigmentaires externes recouvrent la moitié distale du cône cristallin du calice; les noyaux du rétinophore sont visibles; l'anneau pigmentaire est complet et n'émet pas de prolongements postérieurs. Dans les cellules postérieures ou internes qui atteignent la partie large de la membrane du calice, les noyaux sont nettement visibles, le pigment s'est complètement retiré en arrière près de la membrane basale, où il forme une zone noire continue ; ceci influe sur la forme des cellules mêmes ; derrière l'élargissement qui contient les noyaux, chaque cellule devient grêle, s'épaississant au contraire près de la membrane basale. Les cellules avec du pigment jaune débordent sur la raie noire postérieure. Dans le style, la moitié externe du pédicelle et la moitié interne du calice sont à nu.

Position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière (fig. 2). — Les cellules externes s'allongent vers la partie proximale de l'œil, l'anneau pigmentaire n'est plus complet, il est moins riche en pigment ; de chaque cellule part, en se dirigeant en arrière, une traînée noire qui atteint la partie la plus large de la membrane du rétinophore, et dont l'extrémité proximale touche presque les têtes des cellules pigmentaires postérieures. Dans les cellules internes tout le pigment s'est placé dans les parties élargies des cellules qui contiennent les noyaux ainsi que dans celles qui recouvrent l'extrémité distale du pédicelle ; sur la partie proximale du pédicelle on peut observer les prolongements amincis des cellules pigmentaires internes ; le pédicelle serait ici complètement à nu, n'étaient les cellules à pigment jaune ; ces cellules se sont raccourcies et gonflées.

Mouvement du pigment et des cellules pigmentaires. — Le pigment des yeux mis dans l'obscurité, occupant les deux extrémités de l'œil à la lumière, est animé d'un double mouvement : celui qui occupe l'extrémité antérieure de l'œil avance en arrière, l'autre, placé près de la membrane basale, va à la rencontre du pigment précédent. Ces deux mouvements ont pour résultat une répartition plus uniforme du pigment le long des éléments hyalins de l'œil. Les cellules suivent la direction du mouvement du pigment.

Nous avons obtenu chez Astacus ces deux positions du pigment et des cellules pigmentaires : dans l'obscurité, après six heures; à la lumière, après deux heures. Malgré l'augmentation de la quantité d'heures pendant lesquelles les animaux étaient soumis à l'épreuve, nous n'avons jamais pu obtenir une position du pigment plus extrême que celle que nous venons de décrire. Donc, en envisageant les conditions dans lesquelles nous avons opéré, nous pouvons dire que les deux positions du pigment et des cellules pigmentaires, indiquées ci-dessus, sont les positions extrêmes que peuvent prendre le pigment et les cellules pigmentaires dans l'œil d'Astacus, par suite du mouvement de ces deux éléments occasionné par l'influence de la lumière et de l'obscurité. Le temps nécessaire pour obtenir ces deux positions maxima est le suivant : pour l'obscurité, il est égal à six heures, pour la lumière, à deux heures.

Pour déterminer l'unité de temps nécessaire pour produire le moindre changment dans la position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière, partant de la position maximum à l'obscurité, nous avons eu recours à la lumière électrique dont l'intensité égalait 80 becs de gaz. Nous avons observé que le temps suffisant pour que le changement dans la position du pigment puisse se produire égalait le temps nécessaire pour retirer l'animal de l'obscurité et lui enlever les yeux. Les cellules postérieures sont influencées les premières : leur pigment avance vers les extrémités externes des cellules, mais seulement en partie, de sorte que sur une coupe longitudinale d'un tel œil, on observe trois zones pigmentaires : une à l'extrémité antérieure du rétinophore, la seconde autour du style, dans la zone des noyaux des cellules internes, et enfin la troisième près de la membrane basale. Les cellules externes ne se sont pas laissé influencer.

L'intensité lumineuse a une grande influence sur la rapidité du changement de la position du pigment et des cellules pigmentaires. Les yeux exposés à la lumière solaire depuis midi jusqu'à deux heures (donc pendant deux heures) comparés avec ceux qui étaient exposés à la lumière électrique durant le même temps (cette lumière égalait 80 becs de gaz), présentaient des différences dans l'éloignement du pigment de la position extrême à l'obscurité; nous avons trouvé surtout une grande différence dans les cellules extérieures : dans le premier cas (à la lumière solaire), leurs prolongements arrivaient presque à toucher les têtes des cellules intérieures, tandis que dans le second (à la lumière électrique), ils atteignaient la moitié du trajet.

PALAEMON SQUILLA.

PLANCHE XVII, fig. 10 et 11.

Position du pigment et des cellules pigmentaires dans l'obscurité (fig. 10). — Les cellules pigmentaires externes ou, comme les appelle Patten, le collier pigmentaire, occupe la partie antérieure du rétinophore; le pigment est ramassé ici surtout dans les angles des cellules formant des bâtons noirs; la surface du calice est faiblement pigmentée. Les prolongements antérieurs et postérieurs des cellules sont pourvus de pigment à une certaine distance en avant et en arrière du collier. Dans la rétinule, tout le pigment est accumulé dans des prolongements postérieurs des cellules tout près de la membrane basale; en avant il arrive jusqu'au premier tiers du pédicelle; les têtes des cellules étant complètement dépourvues de pigment, on peut observer la structure du pédicelle.

Position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière (fig. 11). — Nous devons mentionner ici un fait qui n'est pas sans importance. Les expériences ont été faites à Villefranche, où, vu l'intensité lumineuse considérable des rayons solaires, les changements de la position du pigment et des cellules pigmentaires ont été beaucoup plus accusés.

Les cellules qui recouvraient presque entièrement le cône cristallin du calice se sont transportées en arrière, entourant le style jusqu'à la cellule la plus longue de la rétinule, les cellules sont contractées et le pigment est fortement accumulé. Dans les cellules postérieures, le pigment n'arrive pas à la tête des cellules, mais il recouvre la partie antérieure du pédicelle; les prolongements des cellules sont gonflés dans cet endroit, tandis qu'en arrière ils ne présentent que des filaments ténus. Ce qui permet de voir le pigment jaune à la base du pédicelle.

Mouvement du pigment et des cellules pigmentaires. — Le pigment occupant dans l'obscurité les extrémités opposées du rétinophore, effectua à la lumière des mouvements diamétralement opposés dans les deux sortes de cellules pigmentaires. Le pigment placé à l'extrémité antérieure du rétinophore se déplace avec les cellules pigmentaires, qui le contiennent, vers la partie proximale de l'œil, celui de l'extrémité postérieure tend vers la distale.

Quant à la rapidité du changement, nous devons constater que les cellules postérieures sont influencées les premières.

Galathea Squamifera.

Position du pigment et des cellules pigmentaires dans l'obscurité.— Le collier pigmentaire antérieur recouvre la partie postérieure du cône cristallin du calice. Les cellules qui constituent le collier se touchent dans leur partie postérieure en formant un anneau complet ; en avant ou mieux, à l'extérieur, elles s'amincissent de plus en plus et avant d'atteindre les noyaux du rétinophore elles perdent leur pigment et deviennent filamenteuses. En arrière, les prolongements des cellules en question sont des bâtons jaunes dépourvus de pigment. La seconde zone pigmentaire est formée par le pigment des cellules postérieures, qui entourent le pédicelle. Le pigment est accumulé ici dans les prolongements postérieurs des cellules formant une zone noire près de la membrane basale.

Position du pigment et des cellules pigmentaires à la lumière. — Les calices sont complètement dépourvus de pigment, qui n'entoure que le style. Les prolongements antérieurs des cellules du collier ont subi un raccourcissement considérable et forment des festons spyrales autour du calice ; on ne voit plus de trace de pigment dans la région du cône cristallin. Dans les cellules postérieures, le pigment se trouve dans les parties des cellules qui recouvrent l'extrémité antérieure du pédicelle.

Mouvement du pigment et des cellules pigmentaires. — Sous l'influence de la lumière, le pigment effectue un mouvement de direction contraire dans les deux sortes de cellules : dans les cellules antérieures, par le déplacement des cellules mêmes, il tend vers la partie proximale de l'œil, dans les cellules postérieures — vers la partie distale.

ARACHNIDES.

LYCOSA HORTENSIS.

Planche XVII, fig. 12 et 13.

Position du pigment dans l'obscurité (fig. 12).

Œil antérieur. — Le pigment est disposé en deux zones : distale et proximale. Immédiatement derrière l'hypoderme commence la zone pigmentaire distale. Elle est composée de petits cônes noirs très rapprochés les uns des autres qui vont jusqu'à se fusionner dans leur partie postérieure. Cette zone occupe la moitié de l'épaisseur de l'œil. L'autre moitié jusqu'au nerf optique est remplie par la zone proximale dont le pigment se dispose en petits triangles à base tournée vers le nerf optique et à sommets touchant le bord proximal de la première zone. Les triangles ne sont pas très serrés, les espaces qui les séparent sont remplis de pigment disposé en réseau délicat.

Œil postérieur. — Le pigment forme ici trois zones. Derrière l'hypoderme et la zone des noyaux des rétinophores s'étend le pigment disposé en cônes réguliers très serrés de manière à former presque une couche pigmentaire continue très compacte. Cette zone est très large, elle occupe le tiers de l'épaisseur de l'œil. Puis vient une couche mince avec le pigment qui y est dispersé uniformément — c'est la seconde zone. Elle est suivie de franges pigmentaires de la zone interne ou dernière.

Position du pigment à la lumière (fig. 13).

Œil antérieur. — Au-dessous de l'hypoderme on voit une zone dépourvue de pigment. Elle est suivie de deux zones pigmentaires : l'une d'elles, la zone distale se compose d'une rangée de petits triangles très noirs disposés régulièrement et séparés les uns des autres par des espaces incolores. La zone pigmentaire proximale offre une disposition de raies régulières; elle est moins noire, mais plus large que la précédente. Du côté du nerf optique, elle se termine brusquement. Les espaces entre les raies pigmentaires sont remplis de grains pigmentaires. A l'endroit où les deux zones pigmentaires se touchent, le pigment forme une raie noire continue.

Œil postérieur. — On distingue ici trois zones pigmentaires. Au-dessous de l'hypoderme s'épanouit une zone hyaline ; elle est suivie d'une rangée de baguettes noires presque quadrilatérales, cette zone n'est pas large. Elle est suivie d'une seconde zone encore plus mince et plus claire que la précédente, ses raies pigmentaires sont rares. La troisième est composée des fils noirs parallèles légèrement ramifiés.

Mouvement du pigment.

Œil antérieur. — Le pigment de la zone distale s'étalant dans l'obscurité jusqu'à l'hypoderme, se retire à la lumière vers le nerf optique. En ce qui concerne la zone proximale, le pigment amassé dans l'obscurité dans la partie postérieure de la zone, effectue à la lumière un mouvement vers l'hypoderme pour se disposer en raies noires d'épaisseur égale.

Œil postérieur. — C'est surtout le pigment de la rangée distale qui subit un mouvement : atteignant dans l'obscurité la région des noyaux des rétinophores, il se retire vers le nerf optique à la lumière. Le pigment de la seconde zone uniformément réparti dans l'obscurité, se range à la lumière en bandelettes longitudinales régulières.

EPEIRA DIADEMA.

PLANCHE XVI, fig. 12 et 13.

Position du pigment dans l'obscurité (fig. 12).

Œil antérieur. — On y voit une masse compacte de pigment, dans laquelle on peut distinguer un arrangement de bâtons réguliers, qui ne se trouve que dans la partie antérieure de cette masse, le pigment parvenant presque jusqu'à l'hypoderme en avant et jusqu'à la moitié de l'épaisseur de l'œil en arrière. Au-dessous de cette zone il s'étale moins abondamment en effectuant les contours de festons réguliers. Il n'y a pas de séparation nette entre la première zone et la seconde.

Œil postérieur. — Le pigment disposé en bandes noires régulières commence seulement à une certaine distance de l'hypoderme, laissant entre cette dernière et le bord externe de la zone pigmentaire une raie hyaline dépourvue de pigment. Dans le second tiers de l'épaisseur de l'œil, ces bandes s'en montrent richement pourvues, de sorte qu'il y forme une raie noire continue de laquelle, en avant et en arrière, partent des prolongements qui, dans le premier cas, sont courts et triangulaires, dans le second beaucoup plus longs.

Position du pigment à la lumière (fig. 13).

Œil antérieur. — Le pigment commence à une certaine distance de l'hypoderme, derrière celle-ci on voit une zone dépourvue de pigment. Ce pigment se divise en bandelettes noires régulières très rapprochées les unes des autres. Derrière cette zone fortement noire on trouve une seconde couche de pigment dans laquelle les grains pigmentaires sont uniformément dispersés.

Œil postérieur. — Le pigment disposé en bandes noires entre chacun des éléments doubles de l'œil, s'étend depuis l'hypoderme jusqu'au nerf optique. Les deux extrémités de ces bandes, sont effilées et sont séparées par des espaces dépourvus de pigment, ce qui laisse les éléments hyalins de l'œil à découvert. Ce n'est que dans la moitié postérieure de l'œil qu'elles s'épaississent et qu'en même temps elles s'étalent de manière à se toucher par leurs bords latéraux en formant une couche mince continue de pigment.

Mouvement du pigment.

Œil antérieur. — Dans l'obscurité le pigment, étant placé dans la partie distale de l'œil où il forme un amas compact, se retire à la lumière vers le nerf optique et se divise en même temps en bandes noires longitudinales et parallèles. Le pigment qui recouvre les parties postérieures des éléments hyalins de l'œil en formant des festons réguliers dans l'obscurité, se disperse uniformément à la lumière.

Œil postérieur.—Le pigment formant dans l'obscurité un amas compact dans la partie distale de l'œil, retire à la lumière sa plus grande masse à l'intérieur de l'œil, mais de l'autre côté les prolongements antérieurs de la bande pigmentaire avancent sans interruption vers l'hypoderme.

Dans les yeux de la troisième espèce d'Arachnides, Linyphia triangularis sur laquelle nous avons fait les expériences et dont les coupes ont bien réussi, nous n'avons pas observé de changements dans la position du pigment dans l'obscurité et à la lumière.

RÉSULTATS DES RECHERCHES MORPHOLOGIQUES.

L'œil de Gammarus est pourvu d'un hypoderme, constitué par une seule couche des cellules aplaties non différenciées pour chaque rétinophore. Chez Astacus, les cellules de l'hypoderme se groupent par deux, recouvrant ensemble la face externe d'un rétinophore.

Le calice et le style chez Gammarus et Branchipus, le calice, le style et le pédicelle chez Astacus, forment ensemble un axe hyalin continu, qui s'étend depuis la cornée jusqu'à la membrane basale, à laquelle il s'attache au moyen de filaments hyalins et ténus, indépendants des cellules rétiniennes. Le pédicelle d'Astacus n'a pas d'homologue dans les yeux de Gammarus et Branchipus.

Chez Gammarus, autour de chaque élément hyalin de l'œil, se groupent trois sortes de cellules pigmentaires, disposées en verticilles de cinq chacun; ces cellules sont pourvues de noyaux très distincts qui sont disposés en trois rangées occupant des niveaux différents.

Chez Astacus, les trois sortes d'enveloppes pigmentaires mentionnées par les auteurs sont formées de la manière suivante : la première recouvre la partie antérieure du rétinophore; elle est constituée par quatre cellules placées sur les quatre arêtes du calice; les noyaux de ces cellules sont placés dans l'angle dièdre que forment les deux parties des cellules. Elles émettent des filaments, un en avant, l'autre en arrière, qui servent à les attacher à la cornée et à la membrane basale. La seconde enveloppe ou rétinule de Grenacher constitue un verticille de sept cellules munies de grands noyaux placés dans leur extrémité antérieure et élargie. Quatre de ces cellules sont plus courtes que les trois autres; des trois dernières une domine les deux autres. Les cellules de la troisième sorte sont placées près de la membrane basale; elles se distinguent des premières par leur contenu cristallin jaune. Elles paraissent être au nombre de sept.

RÉSULTATS DES RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES.

Chez Gammarus, le pigment se dispose dans les yeux mis à l'obscurité en deux zones dont l'externe occupe la partie antérieure de l'œil, l'interne la partie postérieure; le pigment de la première est accumulé dans la partie antérieure des cellules pigmentaires externes, tandis que le pigment de la seconde s'accumule dans la partie antérieure des cellules internes et postérieure des cellules moyennes. A la lumière, ce pigment se déplace et ce déplacement a pour résultat une distribution égale du pigment dans les trois sortes de cellules. Outre le mouvement du pigment dans les yeux soumis à l'action de la lumière, on peut observer des changements dans la configuration des cellules externes : leur partie antérieure s'étale, à la lumière, dans la direction transversale.

Chez Branchipus et Phronima, le pigment s'accumule dans la partie antérieure des cellules rétiniennes, lorsque les yeux ont séjourné à l'obscurité, de façon à former une zone antérieure noire : à la lumière, le pigment effectue un mouvement analogue à celui que nous avons décrit dans les cellules homotypes du Gammarus : il avance vers l'intérieur de l'œil. Les cellules se contractent à la lumière chez Branchipus, et dans leur mouvement elles suivent la direction du pigment.

Chez Astacus, Palaemon et Galathea, le pigment se groupe en deux zones noires qui recouvrent les deux extrémités des rétinophores. A la lumière, ce pigment subit deux mouvements dans des directions opposées. Celui de la partie antérieure de l'œil tend vers le nerf optique comme le pigment dans les yeux de Gammarus, Branchipus et Phronima. Le pigment des cellules internes avance vers la cornée pour occuper un plus grand espace. Ce mouvement du pigment n'est propre qu'aux yeux des Crustacés supérieurs. Les cellules suivent la direction du pigment : les extrémités étant placées à l'obscurité dans la partie antérieure de l'œil, poussent à la lumière des prolongements en arrière ; ce déplacement s'accentuait d'autant plus que l'action de la lumière était plus prolongée ou que l'intensité lumineuse était plus considérable, de sorte qu'elles peuvent complètement changer leur position comme c'est le cas pour Palaemon et Galathea. Vers la cornée, on peut observer aussi un mouvement des cellules internes.

Les résultats des expériences sur les Araignées ne sont pas aussi concluants que ceux obtenus sur les Crustacés. On peut pourtant les généraliser : des deux ou trois zones noires que forme le pigment dans les yeux antérieurs et postérieurs de Lycosa et Epeira, c'est toujours la zone distale qui subit le plus grand changement ; elle s'étale davantage dans l'obscurité qu'à la lumière; elle va même, dans le premier cas, jusqu'à atteindre l'hypoderme ; dans le second on observe, contre l'hypoderme et cette zone pigmentaire, un espace plus ou moins grand, complètement dépourvu de pigment.

CONCLUSION.

En comparant les résultats de la position du pigment dans l'obscurité et à la lumière, ainsi que la direction du mouvement de celui-ci et des cellules pigmentaires, on arrive à la conclusion suivante: Dans les cellules pigmentaires qui entourent le calice et le style, le pigment dans l'obscurité se place dans la partie dictale de l'œil, les cellules mêmes avançant vers cette partie de l'œil ; dans les cellules qui entourent le pédicelle, le pigment est disposé dans l'extrémité proximale de l'œil, près de la membrane basale. A la lumière, le pigment des cellules qui entourent le calice et le style, subit un mouvement vers le nerf optique pour prendre une plus grande extension, les cellules mêmes effectuent un mouvement dont la direction est la même que la direction du mouvement du pigment ; le pigment des cellules, qui entourent le pédicelle, avance vers la cornée, jusqu'à atteindre la zone pigmentaire externe pour former une zone continue de pigment qui s'étend depuis l'extrémité distale du rétinophore jusqu'à la membrane basale.

On ne remarque chez Phronima et Branchipus qu'un seul des mouvements du pigment que nous venons de décrire ; par contre, chez les Décapodes, on observe les deux à la fois, d'où découle la conclusion suivante : les cellules de la rétinule de Grenacher, chez Phronima et Branchipus, sont analogues aux cellules externes des Décapodes et pour la même raison, les cellules pigmentaires internes des derniers n'ont pas de formations correspondantes dans les yeux des premiers. C'est ainsi que les recherches physiologiques concordent avec les résultats des études morphologiques, suivant lesquelles le pédicelle d'Astacus n'a pas d'homologue chez Gammarus.

De ce qui précède, ainsi que du fait que le calice forme avec le style et le pédicelle un seul axe hyalin, suivant nos recherches sur Gammarus, Branchipus et Astacus et qui corroborent celles de Patten sur Penaeus, Palaeman et Galathea, il résulterait qu'il n'y a aucun motif concluant qui puisse faire considérer les yeux de ces animaux comme des yeux composés. Ce sont, au contraire, des yeux simples, dont la cornée s'est différenciée d'une manière spéciale et dont les cellules pigmentaires se sont groupées plus régulièrement que chez les vertébrés, où l'adaptation de l'organe visuel aux changements qui se produisent dans les milieux ambiants, s'effectue au moyen d'organes spéciaux qui manquent aux crustacés.

Chez les Crustacés cette adaptation s'effectue par le mouvement du pigment granuleux et des cellules pigmentaires.

L'œil de Gammarus, à raison d'une cornée lisse et d'un hypoderme non différencié, caractères qui distinguent les yeux simples des animaux articulés, vu aussi la structure du calice et du style qui rapproche cet œil des yeux des autres crustacés inférieurs, et enfin, à cause de la présence des cellules pigmentaires que ne possèdent pas les derniers, offre un état de passage entre les ocelles des Arachnides et les formes larvaires des Arthropodes d'un côté et les yeux dits composés des Crustacés de l'autre.

Enfin nos recherches sur les changements de position du pigment dans les yeux des Crustacés, comparées avec celles de Mlle Stefanowska sur les Insectes et celles d'Engelmann sur les Vertébrés, malgré des différences de détails qui découlent de la différence de structure dans ces trois sortes d'yeux, sont parfaitement d'accord quant aux traits généraux et permettent de généraliser les résultats de la manière suivante: *dans les yeux exposés dans l'obscurité, le pigment tend à occuper la plus petite surface, tandis qu'à la lumière il s'étale considérablement afin de protéger les éléments récepteurs contre l'influence de la lumière.*

EXPLICATION DES PLANCHES (1).

PLANCHE XVI.

Fig. 1. Schick. oc. 0. obj. 5. Gammarus Roeselii. Coupe longitudinale d'un œil qui a séjourné pendant six heures dans l'obscurité. *cr.* — cornée, *hy. c.* — hypoderme cornéenne, *c. c.* — cône cristallin, *st.* — style, *m. b.* — membrane basale, — pg^1 — cellules pigmentaires du verticille externe, pg^2. — cellules pigmentaires du verticille moyen, pg^3. — cellules pigmentaires du verticille interne, n^2. *pg.* — noyaux des cellules pigmentaires du verticille moyen, n^3. *pg.* — noyaux des cellules pigmentaires du verticille interne.

Fig. 2. Schick. oc. 0. obj. 5. Gammarus Roeselii. Coupe longitudinale de l'œil qui a séjourné pendant deux heures à la lumière. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 3. Thury, Immersion. Gammarus Roeselii. Rétinophore isolé par macération. *en. p.* — enveloppe externe du calice, *c.* — calice, *st.* — style, *n. rph.* — noyau du rétinophore, *n. ex.* — rameau nerveux externe.

Fig. 4. Schick. oc. 0. obj. 8. Gammarus Roeselii. 3 verticilles des cellules pigmentaires isolées par macération. pg^1, pg^2, pg^3. — cellules pigmentaires des trois verticilles externe, moyen et interne, n^1. *pg*, n^2 *pg*, n^3 *pg*. — leurs noyaux.

Fig. 5. Schick. oc. 2. obj. 8. Gammarus Roeselii. Coupes transversales du rétinophore et des cellules pigmentaires. *a.* — coupe transversale passant par le calice, *b.* — par le style qui offre ici la forme en croix, — *c.* — par le style un peu plus bas.

Fig. 6. Schick. oc. 0. obj. 5. Phronima sedentaria. Coupe longitudinale d'un œil frontal qui a séjourné à l'obscurité. Les cônes cristallins manquent. *pg.* — pigment des cellules des rétinules, *st.* style, *li.* — ligament, *c. g.* — cellules glanglionnaires.

Fig. 7. Schick. oc. 0. obj. 5. Phronima sedentaria. Coupe longitudinale d'un œil frontal qui a séjourné à la lumière solaire directe. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

---

(1) N. B. — Toutes les figures ont été faites à la chambre claire.

Fig. 8. Schick. oc. 0. obj. 5. Phronima sedentaria. Coupe longitudinale d'un œil latéral qui a séjourné dans l'obscurité. Les cônes cristallins manquent. *pg.* — pigment des cellules rétiniennes, *opt.* — fibres du nerf optique, *gr.* — partie ganglionnaire de la rétine, *st.* — style.

Fig. 9. Schick. oc. 0. obj. 5. Phronima sedentaria. Coupe longitudinale d'un œil latéral qui a séjourné à la lumière solaire directe. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 10. Schick. oc. 0. obj. 5. Branchipus. Deux ommatidies d'un œil exposé à l'obscurité. *cr.* — cornée, *c.* — calice, *c. c.* cône cristallin, *pr. rph.* — prolongements hyalin du rétinophore, *pg.* — cellules pigmentaires ou rétinules, *m. b.* — membrane basale, *n. rph.* — noyau du rétinophore, *opt.*— fibres du nerf optique, *pr. pg.* — prolongement des cellules pigmentaires.

Fig. 11. Schick. oc. 0. obj. 8. Branchipus. Deux ommatidies d'un œil exposé à la lumière solaire directe. Mêmes lettres que dans la figure précédente

Fig. 12. Schrick. oc. 0. obj. 8. Epeira diademata. Coupe longitudinale de deux yeux exposés à l'obscurité. *A.* — œil antérieur, *B.* œil postérieur. *pg.* — pigment.

Fig. 13. Schick. oc. 0. obj. 5. Epeira diademata. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

PLANCHE XVII.

Fig. 1. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Deux ommatidies d'un œil exposé pendant six heures dans l'obscurité. *cr.*— cornée, *hy. c.* — hypoderme cornéen, *n. rph.* — noyau du rétinophore, *c. c.* — cône cristallin, *st.* — style, *pl.* — pédicelle, *m. rph.* — membrane du rétinophore, pg^1. — cellules pigmentaires externes, pr^2. pg^1. — prolongements postérieurs des cellules pigmentaires externes, pg^2. — cellules pigmentaires du pédicelle, pg^3. — pigment jaune, n^2 *pg.* — noyaux des cellules pigmentaires, pg^2, n^3. *pg.* — noyaux des cellules pigmentaires pg^3 .

Fig. 2. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Deux ommatidies d'un œil exposé pendant deux heures à la lumière solaire directe. Mêmes lettres que dans la figure précédente. pr^1. pg^2. — prolongements antérieurs des cellules pigmentaires externes.

Fig. 3. Schick. oc. 2. obj. 8. Astacus fluviatilis. Une cellule pigmentaire interne isolée par macération. Dessin demi-schématique. *n*¹. *pg.* — noyau.

Fig. 4. Thury. Immersion. Astacus fluviatilis. Extrémité postérieure du style avec 3 prolongements hyalins (le quatrième est supprimé dans le dessin).

Fig. 5. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Coupe transversale des cornéules avec leur ouverture centrale.

Fig. 6. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Coupe transversale des cellules hypodermiques avec leurs noyaux.

Fig. 7. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Coupe transversale du calice faite au-dessous des cellules pigmentaires externes sur un œil exposé à l'obscurité. *m. rph* — membrane du rétinophore, *c. c.* — cône cristallin, *c.* — calice.

Fig. 8. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Coupe transversale du calice au niveau de l'épaississement de la membrane du rétinophore. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 9. Schick. oc. 0. obj. 8. Astacus fluviatilis. Coupes transversales passant par les trois régions différentes du pédicelle. *pl.* — pédicelle. pg^2. cellules pigmentaires postérieures pg^3. — pigment jaune.

Fig. 10. Schick. oc. 0. obj. 8. Palaemon squilla. Deux ommatidies d'un œil qui a séjourné dans l'obscurité. *n. rph.* — noyaux du rétinophore. *c.* — calice, pg^1. cellules pigmentaires externes, pr^2. pg^1. — prolongements postérieurs des cellules pigmentaires externes, n^2. *pg.* — noyaux des cellules pigmentaires postérieures, pg^2. — cellules pigmentaires postérieures.

Fig. 11. Schick. oc. 0. obj. 8. Palaemon squilla. Deux ommatidies d'un œil qui séjournait à la lumière solaire directe. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 12. Schick. oc. 0. obj. 5. Lycosa hortensis. Coupe longitudinale de deux yeux exposés à l'obscurité. *A.* — œil antérieur, *B.* — œil postérieur.

Fig. 13. Schick. oc. 0. obj. 5. Lycosa hortensis. Coupe longitudinale de deux yeux exposés à la lumière solaire directe. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Recherches sur la marche des Insectes et des Arachnides,

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE D'ANATOMIE ET DE PHYSIOLOGIE COMPARÉES,

PAR

JEAN DEMOOR

Docteur en sciences naturelles.

(*Travail fait au Laboratoire de zoologie de l'Université de Bruxelles.*)

(PLANCHES XVIII à XX.)

HISTORIQUE.

La locomotion terrestre des Arthropodes est actuellement encore peu connue. Les travaux concernant cette partie de la physiologie sont cependant assez nombreux ; mais peu, en réalité, étudient le vrai mécanisme de la marche de ces animaux.

Borelli (¹) ne donne que peu de renseignements sur la question. Son étude de la marche des Hexapodes, comme celle de la station des Hexapodes et des animaux à un plus grand nombre de pattes, outre qu'elle est très incomplète, est aussi erronée en plusieurs points. Il indique que la condition de repos est la même pour les insectes que pour les quadrupèdes : la ligne de propension abaissée du centre de gravité perpendiculairement à l'horizon doit tomber dans l'espace formé par les pattes qui sont sur le sol. Le corps une fois soutenu et donc en repos,

---

(¹) BORELLI. *De motu animalium.*

deux ou trois pattes agissent pour déterminer le pas. Les pattes postérieures doivent toujours agir en premier lieu, dit-il, pour faire progresser le centre de gravité : “.... *Si enim anteriores pedes primo loco extenderentur, retrorsum animal ferretur; et ideo initium incessus a posterioribus pedibus fieri debet.* „

Borelli ne détermine pas quelles sont les pattes agissant simultanément ; il ne nous dit pas comment se fait la marche. Il est vrai qu'il ajoute : “ *At commodissime fieret, si tres pedes unius lateris, unus post alterum promoveretur, dummodo initium motus fieret a posteriori, cui succederet medius, et ultimo anticus ; sic enim tres pedum plantæ parallelogrammum obliquangulum constituerent, commodum sustentationi et incessui animalis.* „ Ce mécanisme, cependant, n'est pas conforme à la réalité. Borelli semble ne pas avoir vu et ne pas avoir compris les différents rôles de chacun des membres, chose pourtant aisée en ce qui concerne les pattes antérieures et postérieures. Le système qu'il expose, d'ailleurs un peu vaguement, fait de la progression de l'hexapode une sorte de reptation.

Borelli montre encore dans son travail que la station de l'insecte est plus fatigante que celle du quadrupède, que sa marche est plus laborieuse que celle de ce dernier. Les articles des pattes sont toujours fléchis faisant les uns avec les autres des angles aigus. Jamais le corps n'est soutenu par la rigidité des supports, la force musculaire intervient constamment pour tenir cette masse suspendue. Le fait est exact. Mais les mêmes conditions se retrouvent chez le quadrupède. “ *Les quatre soutiens du quadrupède sont formés d'éléments fléchis à angles les uns sur les autres. Borelli avait fait exception pour les membres antérieurs qu'il regarde comme représentant à peu près des colonnes osseuses.... Mais sa restriction n'est pas justifiée* (¹). „ Et, loin de nous rallier aux dernières considérations de Borelli, nous pensons, au contaire, que la marche hexapode est d'une haute perfection physiologique.

(¹) Giraud Teulon. *Principes de mécanique animale.*

L'observation devait venir ruiner rapidement les idées de Borelli. Aussi en trouvons-nous déjà la critique dans les travaux de Weiss et de Müller.

Weiss (¹) fait remarquer, en effet, que dans la marche de l'insecte, la patte de devant et la patte de derrière d'un côté et la patte moyenne du côté opposé agissent simultanément et alternent régulièrement avec les membres du deuxième système de mouvement. Il établit aussi que la progression de l'insecte est une marche et non une reptation et distingue nettement, à cette occasion, ces deux modes de transport. Car voici ce qu'il dit : " *De toutes les façons de se mouvoir des insectes,... celle de courir ou marcher, que l'on pourrait attribuer aux hexapodes ou insectes à six pieds (nombre ordinaire à la plus grande partie de ces animaux) ou à tel nombre de pieds qu'on voudra,* POURVU QUE LE CORPS NE CONTRIBUE PAS IMMÉDIATEMENT A LA PROGRESSION.... „

Muller (²) cite les mêmes faits et donne des conclusions analogues.

Burmeister (³) expose la même mécanique. Il nous apprend en outre que la part prépondérante dans l'acte du transport appartient aux pattes extrêmes ; les moyennes ne viennent qu'assister les autres. Aux mouvements de la patte dans son ensemble correspondent des déplacements de chacun des articles : la hanche tourne autour de son axe longitudinal ; la jambe se rapproche de la cuisse par diminution de l'angle articulaire lors de la flexion ; les différents segments se mettent dans le prolongement l'un de l'autre lors de l'extension.

Ces différentes données ont aussi été résumées et confirmées par Newport (⁴) et Kirby et Spence (⁵).

(¹) E. Weiss. Mémoire sur le mouvement progressif de quelques reptiles. *Acta Helvetica*, *Phys. med.*, T. III, p. 378.

(²) Muller. *Eléments de Physiologie.*

(³) Burmeister. *Handbuch der Entomologie.*

(⁴) Newport. *Insecta* (*The Cyclopoedia of anatomy and Physiology*, Robert B. Todd.

(⁵) Kirby et Spence. *An introduction to Entomology.*

Tous les observateurs sont ainsi d'accord jusqu'ici sur le moment du dépôt des pattes. Nous devons cependant en excepter De Geer (¹). D'après lui, les pattes de même ordre sont projetées simultanément en avant, et la locomotion de l'insecte est un véritable galop.

Paul Bert (²), plus tard, analyse la marche du Carabus auratus, et arrive à des conclusions différentes de celles que nous avons citées jusqu'ici. Représentant les pattes d'un côté par les chiffres 1, 2, 3, celles du côté opposé par les chiffres primés 1′, 2′, 3′, il montre que deux pattes du même côté ni de même ordre ne se lèvent jamais ensemble. Les membres se lèvent en quatre temps qu'il indique comme suit : 3 et 2′ ; 1′ ; 2 et 3′ ; 1. Paul Bert, en se basant sur ses observations, conclut que la base d'appui, pour les insectes, est constamment un quadrilatère et que le centre de gravité reste toujours dans la base de sustentation. " *La marche n'est donc pas ici*, dit-il, *comme dans les bipèdes et les quadrupèdes une série de chutes arrêtées.... Il y a ici simple traction et propulsion.* „ D'un autre côté, il fait voir que, les articulations des insectes se mouvant d'après lui, dans le sens horizontal, le centre de gravité ne subit pas d'oscillations et sa trajectoire est sensiblement rectiligne et parallèle au sol. Il obtint des résultats un peu différents chez les agrions et chez la mouche. De ses observations sur la marche normale et sur la marche d'insectes dont il avait fait l'ablation de différentes pattes, il conclut : " *Tirer le corps en avant, soit dans un plan vertical, soit sur un plan horizontal, est le fait des pattes antérieures ; les médianes servent surtout à sauter, les postérieures soutiennent un peu l'abdomen.* „

Graber, en 1877, étudie les différents temps de la marche des insectes et décrit, d'une façon détaillée, les mouvements variés que comporte la translation (³). Nous résumons rapide-

---

(¹) De Geer. *Mémoires*. T. III.

(²) Paul Bert. Sur la locomotion chez plusieurs espèces animales. (*Mém. de la Soc. des Sciences phys. et nat. de Bordeaux.*) T. IX (1^er^ cahier).

(³) Graber. *Die Inseckten*. München 1877.

ment les résultats auxquels est arrivé le professeur de Czernovitz.

Comme organes de support, les pattes des insectes sont parfaitement organisées. Le poids du corps, au niveau de chaque articulation, agit suivant deux composantes. L'une de celles-ci est parallèle au grand axe de l'article supérieur de cette articulation; la force ainsi dirigée est donc détruite au point de vue de la pression. La seconde partie de l'énergie se transmet au segment suivant et y subit une décomposition analogue à la précédente. La pression réelle s'affaiblit ainsi à chaque articulation. Le tarse supporte donc une pression relativement faible et peut employer toute sa force à la progression.

Dans la marche, la patte antérieure se fixe par l'extrémité du tarse et l'épine terminale de la jambe. Lors de la contraction du fléchisseur du tibia, le corps est attiré vers le point de fixation : l'angle que fait la cuisse avec la jambe diminue de valeur. La patte postérieure agit en sens opposé, elle refoule le corps en augmentant son angle génual. Mais la fixation des pattes sur le sol n'est jamais parfaite. Aussi, lors de l'action musculaire, les extrémités des pattes décrivent des courbes exprimant la résultante de la flexion de la jambe sur la cuisse et de la rotation de la hanche dans sa cavité articulaire. Ces courbes, dont la direction générale varie avec les pattes examinées, sont donc décrites pendant que le corps est projeté en avant, pendant que les pattes sont actives pour la progression. Elles représentent ainsi ce que l'auteur nomme l' "*Activen Bahn*„. Dès que la patte a terminé sa période de travail actif, qu'elle a parcouru, en conséquence, l'activen Bahn, il se produit un mouvement contraire devant amener le dépôt de la patte. Pendant ce deuxième mouvement, l'extrémité tarsienne décrit une courbe différente de celle tracée par le membre à l'appui. Graber, après avoir analysé les mouvements d'une patte, étudie la combinaison de ces différentes actions. Pour le dépôt des pattes, il dit: " *Mann kann die Kerfe, nach der Art, wie sie ihre Beine für einander setzen, doppelte Dreifüsse nennen. Es werden nähmlich immer je drei Beine gleichzeitig oder doch* *fast gleichzeitig in Bewegung gesetzt während die übrigen inzwischen den Körper stützen, worauf sie ihre Rolle vertauschen.* „ Les trois pattes qui agissent ensemble sont l'antérieure et la postérieure d'un côté, la moyenne du côté opposé. Pendant la marche, le corps se penche successivement à droite et à gauche, de sorte que le chemin parcouru par un point déterminé du corps n'est pas une ligne droite.

Nous ne faisons pas ici la critique du travail de Graber, cet examen étant fait dans le courant de notre étude ; mais nous devons relever, dès à présent, la première partie de ce travail. Nous ne saurions, en effet, nous rallier à la théorie de la décomposition de la force de la pesanteur au niveau des articulations avec transmission finale du poids du corps fortement amoindri aux derniers segments de la patte. Dahl (¹) attaque aussi Graber sur ce point.

Certes, il serait difficile, pour ne pas dire impossible, de donner la justification mathématique de l'une ou de l'autre théorie. Les travaux de Weber, Marey, Giraud Teulon, Carlet, ne permettent pas encore de donner la mécanique exacte des mouvements de l'homme. Pourtant l'anatomie humaine est bien connue ; les organes du mouvement : os et muscles sont d'une étude facile ; les surfaces articulaires sont rigoureusement déterminables. Mais précisément, *les surfaces articulaires n'appartiennent jamais à des courbures parfaitement déterminées et mathématiquement calculables ; elles ne sont qu'approximativement sphériques, cylindriques, hélicoïdes, etc., et il est par conséquent à peu près impossible de les faire rentrer dans une formule générale* (²). Combien sont grandes les difficultés d'une étude analogue chez l'insecte ! La petitesse des organes, principalement des surfaces articulaires, sera un obstacle constant à leur analyse complète. Dans ces conditions, que valent les raisonnements mathématiques ? Cependant, en examinant l'ar-

---

(¹) DAHL. Beiträge zür Kenntniss des Baues und der Fonctionen der Insektenbeine. (*Archiv f. natürgesch.* 50 *Jahrg.* 1884.)

(²) BEAUNIS. *Éléments de Physiologie humaine.*

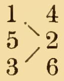
ticulation la plus facile à étudier, celle du fémur avec le tibia (nous en donnons plus loin la description faite d'après Oryctes nasicornis), on trouve qu'à l'obliquité, variable suivant la patte étudiée, des cavités articulaires de l'extrémité fémorale inférieure correspondent des obliquités variables de la partie terminale du fémur. Les normales de ces cavités articulaires sont, du moins en apparence, toujours parallèles à l'axe de la portion fémorale qui les porte. Pour le tibia, les normales des deux condyles articulaires sont parallèles à l'axe du tibia. Or cette articulation est certainement celle dans laquelle on doit obtenir, d'après la théorie de Graber, la valeur la plus grande pour la composante devenant négligeable dans le calcul du poids transmis par le corps aux extrémités des membres. Or, les conditions anatomiques que nous avons énoncées plus haut ont pour conséquence d'entraîner une décomposition des forces telle que, en dernière analyse, le poids exercé sur un point quelconque du segment supérieur est transmis intégralement au segment inférieur, et ainsi d'articulation en articulation, jusqu'au dernier article.

En est-il ainsi rigoureusement chez l'insecte ? Nous ne prétendons nullement l'affirmer. Mais nous tenons à faire remarquer que la démonstration toute superficielle de Graber ne justifie pas sa déduction, et que certainement, s'il y a diminution du poids transmis au niveau de chaque articulation, cette réduction doit être très minime et négligeable dans notre étude.

Carlet, après Graber, observe la marche des insectes et des arachnides. Il ne nous fournit d'ailleurs aucun renseignement nouveau en ce qui concerne les premiers. " *La seule règle posée à ce sujet* (*mode de locomotion*) *par les auteurs est que les pattes d'une même paire ne se meuvent jamais simultanément,* „ dit-il au commencement de sa première note (¹). Carlet ignorait donc les travaux de Weiss, Burmeister, Graber, pour ne citer que les principaux. " *Pendant que les pattes 1, 2, 3 se soulèvent*

(¹) CARLET. Sur la locomotion des insectes et des arachnides. *Comptes rendus Acad. sc. de Paris*, T. 89, 29 déc., p. 1124.

presque simultanément, les pattes 4, 5, 6 restent à l'appui. En d'autres termes, l'insecte se repose sur un triangle de sustentation formé par les deux pattes extrêmes d'un même côté et la patte moyenne de l'autre côté, pendant qu'il porte en avant les trois autres pattes (¹). „ C'est ce qu'on avait observé et décrit déjà depuis longtemps. Carlet représente l'allure de l'animal par le tableau :



dans lequel les nombres indiquent l'ordre de levée.

Dans sa note sur l'insecte rendu tétrapode (²), il résume des observations curieuses que nous avons pu vérifier rapidement. L'insecte tétrapode marchant lentement tient toujours trois pattes sur le sol. Les quatre pattes se lèvent successivement et l'allure de l'animal peut être représentée par les quatre diagrammes que nous empruntons au savant français, et dans lesquels les points indiquent les membres à l'appui, les signes x les membres au soutien.

. x	. .	x .	. .
. .	x .	. .	. x
1	2	3	4

L'insecte tétrapode marchant rapidement a une allure pouvant être “ *représentée exactement par celle de deux hommes marchant l'un derrière l'autre d'un pas contraire* „ (³). C'est une locomotion par bipèdes diagonaux, analogue à celle des reptiles et des batraciens. “ *Mais le corps de l'insecte est rigide et ne peut s'incurver latéralement comme chez la salamandre, il n'est pas non plus si bien soutenu que chez le crapaud car les membres postérieurs ne peuvent se replier assez en avant pour*

(¹) Carlet, *l. c.*

(²) Carlet. De la marche d'un insecte rendu tétrapode par la suppression d'une paire de pattes. *Comptes rendus Acad. sc. de Paris.* T. 117, 1888, 1er octobre, p. 565-566.

(³) Carlet. Sur la locomotion terrestre des reptiles et des batraciens. *Comptes rendus Acad. sc. de Paris.* T. 117, 1888, 1er octobre, p. 562-564.

servir d'appui au milieu du corps. Il en résulte pour l'insecte mutilé une accentuation du mouvement de bascule qui se produit à chaque pas, autour du bipède diagonal à l'appui (¹). „ Carlet, en terminant, dit que les résultats sont, à peu de chose près, les mêmes si on supprime la 1^re^ ou la 3^e^ paire de pattes au lieu de la 2^e^. Nous sommes d'un avis absolument contraire. Des expériences nombreuses nous ont montré que les chutes sont les plus fréquentes lors de l'ablation des pattes moyennes. Au point de vue de la stabilité, le résultat est sensiblement le même pour l'enlèvement de la première ou de la troisième paire de pattes. Mais pour la rapidité, il y a encore une différence : l'insecte pourvu des pattes antérieures et moyennes a une marche beaucoup plus rapide que celui qui possède encore les pattes moyennes et postérieures. L'observation nous a donné ces résultats, nous verrons que la mécanique de la marche normale permettait de les prévoir.

Pour finir cet historique, nous devons citer le travail de Wilkins sur la marche proprement dite et ceux de quelques autres auteurs sur des questions se rattachant d'une façon plus ou moins directe à celle que nous allons étudier.

Wilkins (²) considère la marche des insectes, des arachnides et des myriapodes comme ne différant pas essentiellement de celle des vertébrés. En tenant compte du premier anneau porteur de membres, on voit que la marche se fait comme chez le bipède: une patte alterne avec l'autre. A considérer deux segments pourvus de pattes et consécutifs, la locomotion se fait comme chez le quadrupède ne marchant pas à l'amble. Les pattes du troisième segment doivent se mouvoir avec les membres antérieurs, celles du quatrième avec les membres de la deuxième paire. L'observation de Wilkins est exacte pour ce qui concerne les insectes. Pour les arachnides et les myriapodes, nous ne pouvons pas l'admettre. Mais à la comparer aux

---

(¹) Carlet. De la marche d'un insecte rendu tétrapode par la suppression d'une paire de pattes. *l. c.*

(²) Wilkins. The Beetle in Motion. *Nature anglaise*. T. XXXV, 1887, p. 414.

observations que nous avons résumées dans cet historique, elle est, de par sa simplicité et de par ses lacunes, d'une importance nulle. Et si nous adoptons, pour les insectes, l'exposé de l'auteur anglais, nous sommes loin d'admettre que cette périodicité dans le travail des pattes puisse justifier les mots: “ *I general, I found, that the mode of projection in articulates does not differ essentially from what we see in vertebrates.* „ A dire vrai, nous ne saisissons pas bien le genre d'homologie qu'il veut établir.

Dans le travail déjà cité plus haut, Dahl (1) insiste sur la direction oblique des pattes. Cette disposition assure une grande stabilité. Elle est en relation, d'après lui, avec la fonction principale de l'insecte (par rapport au transport terrestre, bien entendu), l'acte de grimper. D'un autre côté, Dahl voit une relation très étroite entre la fonction de grimper, celle de courir le long de parois verticales et le nombre de trois paires de membres. Des animaux grimpeurs de ce genre ne sauraient pas avoir moins de six pattes. — Six est bien le minimum.

Nous ne discutons pas ici ces conclusions. Qu'il nous soit simplement permis de dire, dès à présent et relativement à cette question, que la marche hexapode est d'une perfection très grande. Vis à vis de la marche octopode, qui est la même en définitive, elle réalise une économie considérable de travail.

La question de l'adhérence des pattes aux corps sur lesquels l'animal court, a été étudiée par un grand nombre d'auteurs. La progression de certains insectes sur des parois polies verticales est surtout celle qui a été examinée. Cependant il est à constater que, malgré le grand nombre de travaux faits dans cette voie, la question est encore loin d'avoir une solution définitive. La mécanique de la locomotion est absolument délaissée dans ces recherches, et comme le sujet ne se rapporte pas directement à notre étude, nous citons, sans résumer les opinions des auteurs, les articles parus sur la question.

---

(1) Dahl, *l. c.*

Truffen West. The foot of the Fly. *Trans. of the Lin. Soc. of London.* T. XXIII, 1862.

J. Blackwall. Tach relative of the movement of Insects. *The journ. of the Lin. Soc.-Zoology.* T. VIII, 1865.

„ *Ann. and mag. of. nat. Hist.* T. XV, 1884.

H. Dewitz. Untersuchung über den Histologischen Bau der Haften der Theil. *Sitzungsbericht d. Gesellsch. nat. Freunde zu Berlin*, 1882.

„ Ueber die Fortbewegung der Thiere an senkrechten glatten Flächen vermittels eines Secretes. *Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol.* XXXIII, p. 440-480.

„ Ueber die Fortbewegung der Thiere an senkrechten glatten Flächen vermittels eines Secretes. *Zool. Anzeiger. VII Jahrg.* nos 172-173, p. 400.

„ Weitere Mittheilungen über das Klettern der Insekten an glatten senkrechten Flächen. *Zool. Anzeiger. VIII Jahrg.* no 190, p. 157-159.

Dahl. Ueber den Bau und die Fonctionen des Insectenbeines. *Zool. Anzeiger, VII Jahrg.* no 158, p. 38-41.

„ Même travail plus détaillé. *Archiv f. Naturgesch. 50 Jahrg. 2 Hft.*, p. 146-193.

Rombouts. De la faculté qu'ont les mouches de se mouvoir sur le verre et sur les autres corps polis. *Archives du musée Teyler*, série II, 4e partie, 1883.

„ Même travail. *Nature française*, 12e année, no 550, p. 34, 1883.

„ Ueber die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. *Zool. Anzeiger. VII Jahrg.*, no 181, 17 nov. 1884.

Simmermacher. Untersuchungen ueber Haftapparate an Tarsalgliedern von Insecten. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 40 Bd. 1884, p. 481.

„ Même travail résumé. *Zool. Anzeiger. VII Jahrg.*, no 165, p. 225-228.

Emery. Fortbewegung von Thieren an senkrechten und uberhangende glätte Flächen. *Biol. Centralbl.* 1884, 4 Bd. no 14.

Graber. Ueber das Mechanik des Insektenkörpers. *Biol. Centralbl.* 1884, 4 Bd. no 18.

Pero Paolo. Nota sui Peli ventosa de Tarsi de Colleotteri. *Boll. Mus. zool. di Torino,* vol. I, no 13, 1886.

De l'exposé des idées de Weiss, Müller, Burmeister, P. Bert, Graber et Carlet, il résulte que ces deux derniers auteurs confirment les observations de Weiss, Müller et Burmeister et qu'ils contredisent en conséquence les faits avancés par P. Bert et les conclusions qui en découlent. Il semble d'ailleurs que Graber n'ait pas connu l'étude de P. Bert et qu'il n'ait pas eu connaissance des travaux plus anciens faits sur la question; il ne cite aucun auteur et ne fait aucun exposé critique. — Mais, tandis que P. Bert était arrivé à un système mécanique expliquant la progression de l'insecte, Graber et Carlet ne sont arrivés à aucune théorie complète. On ne voit pas dans le travail si précis de Graber, par exemple, comment se fait le passage d'un pas à un autre, comment s'exécute le transport du poids du corps d'un triangle d'appui au triangle d'appui du pas suivant. Graber explique les forces intervenant dans la projection du corps en avant pendant le pas simple, il n'explique pas le passage d'un pas à un autre et la formation du double pas. Il ne nous rend pas compte de la continuité dans la marche de l'insecte.

L'étude de la marche des arachnides a été totalement négligée. Nous ne possédons, en effet, que quelques observations peu certaines de Redi (1), la remarque de Wilkins (2), dont nous avons parlé plus haut, et une courte analyse de la marche de l'Epeira diadema (♀) faite par Carlet (3).

Carlet représente l'allure de l'araignée par le tableau suivant :

1 ╲ 5
6 ╲ 2
3 ╱ 7
8 ╲ 4

Dans lequel les pattes sont représentées par les chiffres indiquant leur ordre de soulèvement. Les pattes 1, 2, 3, 4 se lèvent presque simultanément. “ *Le polygone de sustentation est formé d'un côté par les pattes de rang pair et de l'autre côté par les pattes de rang impair. La marche des arachnides peut être figurée par quatre bipèdes se suivant et allant, ceux de rang pair d'un même pas et ceux de rang impair du pas contraire.* „

---

(1) Redi : *Opuscoli di Storia naturale.* Firenze, 1858, p. 122.

(2) Wilkins, *l. c.*

(3) Carlet. Sur la locomotion des insectes et des arachnides. *Compt. rend. Acad. sc. de Paris.* T. 89, 1879, 29 déc. p. 1124.

Nous examinerons cette question à la fin de notre mémoire.

STRUCTURE ET ACTION DE LA PATTE ANTÉRIEURE

(*Etudiées spécialement sur l'oryctes nasicornis*) (¹).

La patte antérieure de l'insecte, quel que soit le moment choisi pour l'observer, forme par les différents articles qui la composent, une courbure à concavité interne (Pl. XIX, f. 1). Cette patte a pour fonction de constituer un point d'appui à l'aide des griffes qui terminent le tarse, point d'appui vers lequel sera attiré le corps. Cette traction du corps en avant se fait par augmentation de la courbure générale du membre en question. Pendant le soutien et la projection en avant, la patte prend sa plus grande longueur par réduction au minimum de sa courbure. La fixation de la patte étant faite, l'action des fléchisseurs détermine la flexion des différents segments les uns sur les autres et l'augmentation de la courbure générale. Il en résulte une diminution de la longueur de la patte et une traction conséquente du corps vers le point fixe. Dans la projection de la patte en avant la courbure n'est jamais égale à O, les

---

(¹) *Remarque.* = Dans toute l'étude qui suit, nous n'examinons que la progression de l'insecte courant sur une surface plane et horizontale. Nous avons employé quelquefois des plans inclinés ou des pistes sinueuses pour compléter l'analyse de la fonction d'une patte, du rôle d'un segment de membre, de la valeur d'un mouvement articulaire. Mais ces expériences ne sont jamais citées dans ce travail et les résultats qu'elles ont donnés n'entrent pour rien dans nos déductions. Il eût été dangereux d'agir autrement. L'animal courant sur une surface bosselée présente des mouvements irréguliers: La vitesse de sa marche diminue dès qu'il arrive sur un plan incliné soit ascendant, soit descendant. Arrive-t-il sur une partie horizontale, immédiatement la régularité réapparaît dans sa progression en même temps que la vitesse augmente et devient normale.

segments ne sont jamais dans le prolongement l'un de l'autre. L'observation directe montre parfaitement la chose ; l'étude des articulations et l'examen des tracés du mouvement de cette patte le prouvent également.

Considérons l'oryctes nasicornis (¹).

La hanche de forme générale cylindrique, dilatée en son milieu et aplanie sur la face ventrale, s'articule dans une cavité du thorax directement dirigée de dedans en dehors (Pl. XIX, f. 2). Ce segment ne peut exécuter que des mouvements de rotation suivant son grand axe. La cuisse et le trochanter forment avec la hanche une articulation importante. L'angle que forment ces pièces est ouvert en dehors. Le mouvement n'est possible que d'avant en arrière suivant un plan transverse dirigé obliquement d'avant en arrière, un peu de bas en haut. Dans le mouvement en arrière, la cuisse peut arriver jusqu'à la position perpendiculaire à l'axe ; dans le mouvement en avant, elle n'atteint jamais la position normale à la hanche. L'ouverture maximum de l'angle est d'environ 60° (Pl. XIX, f. 3). Dans le cas qui nous occupe, c'est le trochanter qui empêche, par son articulation avec la hanche, l'exagération du mouvement de la cuisse. L'articulation de la cuisse avec la jambe empêche également les deux segments de se mettre dans le prolongement l'un de l'autre. Un seul mouvement y est possible : la flexion. L'extrémité inférieure du fémur (Pl. XIX, f. 4) a la forme d'un parallélipipède rectangle creux. Sur la face interne de la paroi inférieure et de la paroi supérieure de cette extrémité se trouve creusée, dans l'épaisseur de la couche chitineuse, une petite excavation en forme de croissant. Ces fossettes sont situées plus du côté de la flexion que du côté de l'extension. Les parois externe et interne de cette extrémité sont dirigées d'avant en arrière, de dedans en dehors, de sorte que l'axe de la partie terminale du fémur est parallèle à la normale des sur-

---

(¹) Notre but n'est pas de faire l'anatomie complète de la patte. Ce travail a déjà été fait à différentes reprises. Nous ne décrivons que les organes et les articulations dont la connaissance est absolument nécessaire pour la compréhension et la justification de notre exposé.

faces articulaires du croissant. L'extrémité supérieure de la jambe (Pl. XIX, f. 5) est aplatie de dehors en dedans. Elle porte sur ses faces supérieure et inférieure un petit condyle qui s'emboîte dans les cavités articulaires signalées au fémur. La face externe présente une courbure concave dans laquelle vient s'arrêter, lors de l'extension atteignant approximativement 100°, la paroi externe de la cuisse qui est infléchie en dedans. Les points d'articulations situés fortement du côté de la flexion, l'obliquité externe de la paroi interne de la cuisse, font que, lors de l'extension, le mouvement est rapidement arrêté par la rencontre de l'extrémité intra-fémorale de la jambe contre la face interne de la paroi interne de la cuisse. En résumé, le mouvement dans cette articulation est un mouvement de flexion, depuis la flexion totale jusqu'à l'extension de 100° (1). Le tarse peut se mouvoir dans tous les sens. Les mouvements se localisent surtout dans les articulations des premiers articles. Les derniers segments forment un système quasi fixe et courbe. Dans les pattes moyennes et postérieures, les extrémités des tarses sont aussi souvent courbées, mais la courbure est à concavité inférieure, tandis que dans les pattes antérieures elle est à concavité interne (2).

Nous n'attachons pas l'importance que Graber accorde à l'analyse de ce qu'il nomme l'Activen Bahn. Graber constate que le point d'appui déterminé par les griffes ou l'appareil terminal de la patte, n'étant jamais bien fixe, il se fait un mouvement de recul dans la patte antérieure lors de la traction du corps en avant. Pendant ce mouvement du corps, il y a, d'un côté, flexion de la cuisse sur la hanche, d'un autre côté rotation de la hanche autour de son axe. Le mouvement de recul de la patte se fait suivant la résultante de cette double action muscu-

---

(1) Nous avons montré plus haut (p. 573) quelle est l'importance de la disposition des surfaces articulaires vis-à-vis de l'axe des segments qui les portent.

(2) Cette différence entre les tarses persiste après la mort; les insectes nombreux, non étalés, que nous avons examinés sous ce rapport nous ont fourni presque toujours des courbures horizontales pour les pattes antérieures, des courbures verticales pour les deux membres postérieurs.

laire. Graber analyse ces phénomènes très en détail. Pour nous, ce recul est absolument accessoire. Tandis qu'il se manifeste très fort quand on fait marcher l'animal sur une surface lisse, il diminue au fur et à mesure que l'on procure un chemin plus rugueux à l'insecte. Les résultats que nous avons obtenus en faisant courir les insectes sur des plaques de verre enduites de noir de fumée, sur des feuilles de papier plus ou moins rugueux, sont démonstratifs. Et il est probable, pour ne pas dire certain, que dans la marche normale il n'y a pas de recul de l'extrémité tarsienne. Le tracé de ce recul montre pour la patte antérieure, une ligne courbe antéro-postérieure à concavité dirigée vers l'axe du corps. La courbure se manifeste dès le commencement de la trace. Celle-ci représente la direction de la résultante des énergies musculaires déterminant le mouvement; et elle prouve, à l'évidence, que dès le commencement de la traction, il y avait une courbure générale dans la patte considérée en longueur. La patte antérieure est donc tractive. Son jeu le prouve, sa structure le démontre. En effet, supposons que les segments puissent se placer suivant une ligne droite, du moins dans une partie de la longueur de la patte. Le muscle fléchisseur de deux segments consécutifs ainsi placés, agira parallèlement (ou à peu près) à l'axe de ces segments. S'il agit parallèlement, son effort aura pour effet d'appuyer le premier article sur le second, et ne déterminera aucun mouvement. Plus ce parallélisme sera complet, plus, lors de la décomposition de la force au niveau de l'articulation, la composante perdue sera énorme et la composante efficace pour la marche sera réduite.

Dans la flexion et dans l'extension de la patte antérieure, les mouvements des articulations de la hanche avec la cuisse et de la cuisse avec la jambe se font d'avant en arrière, de bas en haut, et réciproquement. Les mouvements de cette patte dans le sens vertical se localisent dans les articulations de la hanche avec le corps et du tarse avec la jambe. Les déplacements dans le sens vertical sont nécessaires pour permettre la projection de la patte en avant, sans qu'elle touche le sol. Il est à remarquer cependant que la flexion antéro-postérieure ne se faisant pas dans un plan horizontal, mais bien dans un plan oblique, les oscillations verticales n'interviennent que très peu. Certains mouvements du corps, que nous analyserons plus loin, diminuent encore leur importance.

Dans les graphiques, on obtient quelquefois (plus souvent pour les pattes moyennes et postérieures que pour les antérieures) le tracé du mouvement de retour de la patte. Plus le chemin est glissant, plus cette trace est nette. Nous étudierons ces graphiques du retour en même temps que l'action de la patte moyenne et celle de la patte postérieure, en même temps aussi que les mouvements variés du corps. Le stade de soutien des membres aura donc son explication détaillée plus loin. Si nous en parlons dès maintenant, c'est afin que les figures que nous présentons, ne paraissent pas contradictoires à nos affirmations et opposées à nos déductions.

Structure et fonctions de la patte moyenne.

La patte moyenne (Pl. XIX, f. 6) est une patte d'appui. Le professeur Plateau (1) a démontré que chez les insectes obligés de tirer des poids, les membres moyens interviennent peu dans la production de l'effort. Il en est de même dans la marche normale pendant laquelle ces pattes n'agissent que très secondairement pour la traction et la poussée du corps. Le rôle de ces membres dans la combinaison des mouvements est, au contraire, absolument principal. Leur travail, en effet, détermine l'affaissement latéral du corps, phénomène que nous analyserons plus loin. C'est de leur jeu aussi que dérivent, comme nous le verrons, les variations dans la position du centre de gravité et dans l'équilibre de l'animal. L'insecte dont on ampute les pattes moyennes peut encore marcher, mais cette progression est très irrégulière : L'animal s'arrête souvent et quand il s'avance, culbute fréquemment. L'enlèvement des pattes antérieures et postérieures est beaucoup moins gênant; la marche, après cette opération, devient certainement moins uniforme, mais l'équilibre persiste relativement bien.

---

(1) PLATEAU. Sur la force musculaire des insectes (II^{e} note). *Bull. de l'Acad. Royale de Belgique*, 2^{e} série, t. XXII, n^{o} 11.

La cavité articulaire (Pl. XIX, f. 7) qui reçoit la hanche est dirigée en avant, en dehors et en bas. La hanche y subit des rotations autour de son axe longitudinal. L'articulation de la cuisse avec la hanche et le trochanter (Pl. XIX, f. 8 *A* et *B*) se trouve près de la ligne axiale. Le mouvement ne peut s'y faire que dans un seul plan obliquement dirigé d'arrière en avant, de bas en haut. L'angle articulaire qui regarde en dehors ne peut atteindre et n'atteint pendant la locomotion que tout au plus 90° (fig. 8 *A*). Et comme la hanche est obliquement dirigée, formant un angle antérieur de 45° avec l'axe du corps, le mouvement de la cuisse se fait approximativement d'une égale valeur en avant et en arrière de la ligne perpendiculaire à l'axe du corps passant par l'articulation. Dans la marche, comme dans la traction, l'angle moyen formé par la deuxième patte et l'axe du corps est un angle de 90°. L'articulation de la cuisse avec le tibia est semblable anatomiquement à celle décrite pour la première patte. Le seul mouvement qui y soit possible est la flexion du tibia sur le fémur, flexion se faisant précisément dans le plan du mouvement de la cuisse sur la hanche. Ce mouvement dépasse l'angle droit, les deux articles peuvent cependant se mettre moins dans le prolongement l'un de l'autre que les segments analogues le font dans la première patte.

Ces articulations avec la direction qu'elles impriment aux mouvements sont des plus importantes. Leur examen approfondi est nécessaire; car, à première vue, les mouvements qui s'y accomplissent et qu'on analyse sur l'insecte ramolli dans la chambre humide ou sur l'animal traité par la solution de potasse, sont différents de ceux qu'on constate chez les sujets vivants observés suivant les méthodes indiquées plus loin.

Le mouvement de la cuisse sur la jambe se faisant, pendant le pas, d'avant en arrière, de haut en bas, semble devoir produire une élévation progressive du corps. La levée du corps, dans ces conditions, devrait atteindre sa hauteur maximum à la fin du pas. Or on constate, au contraire, en ce moment, un affaissement du corps sur la patte médiane, effet dû au mécanisme des articulations du tarse. Comment les effets de ces deux groupes d'articulations ne se détruisent-ils pas mutuellement ? L'unité de plan pour les mouvements des articulations de la hanche avec la cuisse et de la cuisse avec la jambe, plan toujours oblique d'avant en arrière, de haut en bas, fait que, au fur et à mesure que les angles de ces deux articulations s'ouvrent, l'inclinaison du plan de mouvement diminue ; celui-ci tend vers l'horizontalité. Au commencement du pas, la jambe, à peu près verticale, lève le corps de toute sa hauteur ; à la fin du pas, la jambe, très obliquement dirigée, n'a plus qu'une hauteur de levée très minime. L'abaissement de l'extrémité supérieure de la jambe à la fin du pas est donc compensée par l'inclinaison de cet article. Les mouvements de ces articles ne déterminent donc en aucune façon les oscillations du corps, ils permettent un simple mouvement du corps d'arrière en avant dans un seul plan horizontal, l'appui de la patte sur le sol restant fixe.

Le jeu des articles tarsiens donne à la patte moyenne une nouvelle fonction : la bascule du corps dans le plan transversal. Si nous examinons l'oryctes nasicornis, nous voyons que lors du dépôt de la patte à 45° en avant de la ligne normale, l'appui se fait sur les griffes terminales et les deux ou trois derniers articles. Pendant tout le temps de repos de la patte sur le sol, jusqu'au moment où la cuisse forme un angle de 45° en arrière de la normale, la patte s'affaisse pour se trouver appuyée finalement par tout le tarse et par l'épine inférieure de la jambe. A cet affaissement correspond une descente du corps ; cette descente est unilatérale, car, nous devons le dire dès maintenant, les deux pattes alternent dans leurs manifestations, l'une est appuyée pendant que l'autre est soutenue. Le corps abaissé du côté gauche est relevé du côté droit et réciproquement. — (Les mouvements du corps sont étudiés plus loin, nous donnons également là les méthodes employées pour les observer et les analyser.) Le dépôt de la patte moyenne par segments successifs s'observe très bien directement, mais il apparaît manifeste dans les tracés de la marche. Pour ce genre d'étude on a soin de faire courir l'insecte sur un chemin assez lisse, afin que les différentes traces soient plus espacées. Nous donnons (Pl. XIX, f. 14) le dessin des traces fournies par le Meloe proscarabeus; le système de mouvement de cet animal est identique à celui de l'oryctes. On voit sur ce graphique, successivement en allant d'avant en arrière, la trace double des griffes, les traces des deux premiers articles, la trace d'un troisième, puis celle d'un quatrième article, enfin la trace de la pointe de la jambe.

Le mouvement de bascule du corps dans le sens transversal est dû toujours aux mouvements de la patte moyenne. Ces mouvements sont d'ailleurs assez variés. Nous décrivons encore le fonctionnement de la deuxième patte de la Geotrupes vernalis. A ce système se ramène le travail de la patte moyenne d'un très grand nombre d'insectes. Lors du dépôt de la patte, l'appui se fait sur l'extrémité du dernier article du tarse (griffes terminales) et sur la pointe de l'extrémité inférieure de la jambe (Pl. XIX, f. 9). Ces deux points sont situés sur une ligne oblique d'avant en arrière, de dehors en dedans. L'épine jambière est verticale, et le segment terminal du tarse très long, par adaptation, a une direction analogue. Pendant l'appui, l'article tarsien se rabat de façon à se mettre parallèlement à la surface d'appui; la jambe se meut d'arrière en avant autour de l'extrémité de l'épine, fixée sur le sol, pour devenir ainsi à peu près parallèle au sol (Pl. XIX, f. 10). Tout le tarse est finalement appuyé. Et, comme on le comprend aisément, le corps s'est affaissé du côté de la patte qui a subi ces différents déplacements.

Structure et fonctions de la patte postérieure.

La patte postérieure (Pl. XIX, f. 11) est une patte de poussée. C'est elle aussi qui détermine le mouvement du corps dans le sens horizontal.

La cavité articulaire (Pl. XIX, f. 12) que porte le corps pour la hanche est dirigée de dedans en dehors, d'arrière en avant. La cuisse, lors de sa flexion maximum, aura donc cette direction. L'articulation de la cuisse avec la jambe permet un mouvement relativement étendu (deux tiers de circonférence). Ce qui la caractérise, c'est qu'elle laisse les deux segments se mettre dans le prolongement l'un de l'autre. Cette extension étendue dérive de ce que, dans cette articulation, homologue de celle de la cuisse avec la jambe décrite plus haut, la hanche est échancrée en cœur (Pl. XIX, f. 13) du côté de l'extension, disposition que nous ne trouvons qu'à la troisième patte. La jambe, les segments du tarse peuvent également se placer en ligne droite et il existe un temps physiologique où ils occupent cette position. Les différents articles du tarse sont peu articulés entre eux, sauf cependant le dernier qui fait avec le reste du tarse un angle ouvert en dehors et est donc dirigé de dedans en dehors, d'avant en arrière.

La fonction de cette patte est de refouler le corps en avant et de déterminer la jetée du corps dans le sens horizontal du côté opposé à la patte agissante.

L'angle que fait la cuisse avec la jambe n'est jamais inférieur à 90°. L'angle droit est en effet l'angle minimum pour lequel l'action ultérieure des muscles se fait, dans le sens de la poussée, sans perte de force. L'angle articulaire atteint, disons-nous, 90°. Si la hanche était perpendiculaire à l'axe du corps, l'action musculaire tendant à l'ouverture de l'angle de la cuisse avec la hanche amènerait, au premier temps, un mouvement du corps directement en avant. Au contraire, la position oblique prise par la cuisse dès le premier déploiement de force (grâce à la direction de la hanche) fait que la jambe n'est jamais parallèle à l'axe du corps et que la poussée en avant est toujours accompagnée de la foulée latérale du corps. D'un autre côté, la direction oblique en dehors et en arrière du dernier article tarsien amène une direction plus oblique de l'effort appliqué à l'extrémité de la patte et facilite encore l'oscillation horizontale.

La fonction de poussée apparaît manifeste dans la structure générale de cette patte aux segments directement dans le prolongement les uns des autres. Celle de foulée latérale apparaît évidente quand on examine les traces que laisse ce membre sur le sol. Ces traces sont, en effet, dirigées obliquement d'avant en arrière, de dedans en dehors.

Combinaison des mouvements des pattes.

Dans la marche régulière, les pattes antérieure et postérieure d'un côté et la patte moyenne du côté opposé agissent ensemble.

Les mouvements simultanés de ces trois pattes constituent un pas.

Pendant qu'un système de trois pattes se trouve sur le sol, et que ces trois membres accomplissent respectivement les différents mouvements analysés dans les chapitres précédents, les trois autres membres, formant le deuxième système, sont au soutien et se projettent en avant.

Le jeu des membres se voit très bien directement. Lors des premières observations faites sur la corrélation de ces mouvements nombreux, il est nécessaire de les analyser deux par deux; d'étudier, par exemple, le mouvement de la première patte droite par rapport au déplacement des cinq autres membres, et de faire le même travail pour chacune des pattes.

Avec un peu d'habitude. on saisit très rapidement les différentes manifestations et leurs combinaisons, on observe très bien des progressions relativement rapides. Et on trouve alors que *quelle que soit la vitesse avec laquelle se meut l'hexapode, les mouvements restent constants. L'insecte n'a qu'une forme de progression terrestre :* LA MARCHE (1). Nous avons fait à ce sujet des observations nombreuses sur cicindela campestris, carabus auratus, amara ovata, harpalus griseus, oryctes nasicornis, geotrupes vernalis, ateuchus puncticollis, aphoduis merdarius, meloe proscarabeus et toujours nous avons obtenu les mêmes résultats.

---

(1) Nous exceptons naturellement les animaux sauteurs. En n'attribuant à l'insecte qu'une forme de translation terrestre, nous ne faisons donc qu'exclure les modes de locomotion tels que le trot, la course, le galop, etc.

La marche par le système que nous nommerons : double trépied, l'orientation et la constitution de chacun de ces trépieds, se mettent facilement en évidence par l'expérience suivante :

On force l'insecte à se mouvoir dans un sens bien déterminé. Comme, très souvent, l'animal effrayé par la capture, reste longtemps immobile, et que, d'un autre côté, sa marche sur le sol se fait avec beaucoup de circonvolutions, il est nécessaire pour l'expérimentation d'user de certains artifices.

Voici la description des appareils dont nous nous sommes servi.

Piste à obscurité croissante, ou à obscurité décroissante. (Pl. XX, fig. 1.) — Deux lames de verre sont placées verticalement l'une à côté de l'autre. Une de ces lames est mobile sur le plancher de l'appareil ; il est aisé, ainsi, de faire varier la largeur de la piste comprise entre les deux plans verticaux. A une des extrémités du chemin, les deux lames sont libres : la piste est ouverte ; à l'autre extrémité les lames viennent s'appuyer contre un fond perpendiculaire au plancher et aux lames de verre : la piste est fermée. Des cadres légers, triangulaires, recouverts de papiers noirs, sont placés obliquement le long des lames de verre, de façon que les sommets de ces triangles soient au sommet supérieur du petit côté libre de ces lames, et que les bases correspondent à la ligne d'intersection du fond de la piste avec le plancher de l'appareil. Entre les deux lames, et suivant leurs diagonales, est tendu un diaphragme percé de fenêtres rectangulaires ayant la largeur de la piste. Ces fenêtres, qui ont des grandeurs décroissantes, sont d'autant plus espacées l'une de l'autre qu'elles sont plus rapprochées du fond de la piste.

L'appareil ainsi construit est placé le fond dirigé vers la lumière (fenêtre, lumière artificielle). Il est facile de comprendre que la lumière est distribuée en quantité décroissante depuis l'une des extrémités jusqu'à l'autre du chemin ainsi préparé, cela grâce aux différents cadres obscurs employés. La route formée passe insensiblement d'une clarté, variant avec la source lumineuse, à une obscurité pour ainsi dire totale.

Les deux lames de verre sont montées de telle sorte qu'on peut fixer sous elles des feuilles de papier (ou graduées, ou recouvertes de noir de fumée, ou collées), des plaques de verre, etc. Le fond qui limite la piste est pourvu d'une fenêtre pouvant se fermer au moyen d'une planchette glissant dans deux coulisses. L'insecte parvenu à l'extrémité du chemin peut y être facilement capturé. De plus, cette fenêtre permet aussi de prendre l'extrémité obscure de la route comme tête de ligne.

Bien des insectes fuient la lumière. Placés au commencement éclairé du chemin, ils se dirigent directement vers le fond obscur de la route. D'autres insectes recherchent la lumière, ceux-là placés à l'extrémité opposée de la piste, dans l'appareil identiquement disposé, se dirigent vers la partie éclairée et ouverte du chemin.

Pour cette deuxième catégorie d'insectes, l'usage de l'appareil suivant est recommandable.

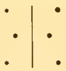
Chambre noire à fenêtres lumineuses variables. (Pl. XX, fig. 2.) — Une caisse rectangulaire mesurant 0^{m},50 de long, 0^{m},08 de haut, 0^{m},10 de large est pourvue d'une paroi supérieure glissant dans des rainures des deux faces latérales, et de parois antérieure et postérieure également mobiles par glissement. La paroi postérieure est pleine, la paroi antérieure est formée par une planchette dans laquelle est pratiquée une ouverture. Suivant la planchette employée, la fenêtre est plus ou moins grande. L'intérieur de la caisse est noirci. La paroi supérieure, entièrement mobile, permet de déposer dans la chambre tel fond qu'on désire. Au moyen de deux lattes noires fixées dans une échelle de fer, on règle à l'intérieur de la chambre noire un chemin dont la largeur varie avec l'animal soumis à l'expérience. La voie préparée, on glisse la paroi supérieure, on place l'insecte à l'extrémité postérieure de la piste, on ferme le fond de la caisse. L'animal se trouve dans une obscurité complète. On ouvre la fenêtre antérieure, l'animal se dirige rapidement vers la lumière.

Avant de nous servir des expériences faites à l'aide de ces appareils, nous avons vérifié avec soin si l'allure ne se modifie pas chez l'insecte sollicité à la marche par sa sensibilité à la lumière. Dans aucune de nos observations nous n'avons trouvé un changement quelconque dans les mouvements.

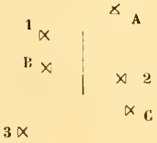
Nous avons dit plus haut qu'une expérience très simple pouvait mettre en évidence le mouvement par double trépied. La voici :

Quand l'animal, sollicité à la marche, se dirige régulièrement vers le but de la route, il suffit très souvent de produire une modification subite et intense dans l'éclairage du chemin pour amener un arrêt, une interruption immédiate dans la marche. Cet arrêt n'a pas la valeur d'un arrêt de repos. Avant de le prouver, disons que ces stades d'immobilité, si intéressants, s'observent aussi, de temps en temps, chez les insectes allant à l'aventure, nullement soumis à l'expérimentation.

Dans le repos, le corps est affaissé sur les pattes. Les membres identiques se trouvent dans les mêmes positions. L'animal peut être schématisé comme suit :



Lors de l'arrêt déterminé par l'excitation, le corps reste éloigné du sol comme dans la marche. Trois pattes : l'antérieure et la postérieure d'un côté, la moyenne du côté opposé sont sur le sol et y forment le triangle d'appui ; les trois autres membres, au soutien lors de l'impression, se déposent bientôt, lentement et simultanément, et cela en conservant tous les rapports qu'ils avaient au soutien dans la progression. On constate, en effet, les pattes une fois toutes appuyées, que les positions des membres semblables ne sont pas homologues. Les positions sont celles du schéma suivant :



dans lequel le triangle 1, 2, 3 est à l'appui, le triangle A, B, C au soutien.

L'insecte fournit à l'observateur, pendant la durée du dépôt des membres, la décomposition de son double pas. Pendant tout le temps de l'arrêt, il lui donne la preuve de l'alternance des triangles d'appui à bases dirigées successivement à droite et à gauche.

Cette position ne persiste pas longtemps. Ou bien l'animal passe au repos en laissant affaisser le corps et en ramenant les pattes dans des positions homologues pour les membres de même ordre ; ou bien il reprend sa marche et dans ce cas le triangle à l'appui lors de l'arrêt, est projeté le premier en avant.

L'appui par trois pattes est ainsi un fait acquis. La succession des appuis se détermine facilement. On enduit les trois espèces de membres de couleurs différentes. Dans les tracés donnés alors par les insectes, il est facile de réunir par des lignes droites les traces des pattes déposées simultanément sur le sol. On obtient ainsi une série régulière de triangles orientés différemment d'une figure à l'autre. (Pl. XVIII, fig. 1 et 2.)

Avant d'analyser quel est le mécanisme du changement de la base de sustentation, d'étudier en conséquence, la cause de la continuité dans le mouvement, nous devons donner quelques détails sur l'isochronisme du travail des trois éléments constitutifs du trépied.

La patte antérieure agit par traction, la patte postérieure par poussée. Le membre moyen forme un instrument essentiellement d'appui. Pour que la marche en ligne droite soit possible, il faut que les quatre leviers vraiment agissants dans le travail du transport : pattes antérieures et postérieures, soient intacts. Si l'un de ces leviers n'accomplit pas sa besogne, ou ne la fait qu'avec paresse, la progression cesse d'être rectiligne. Nous avons eu l'occasion d'observer un carabus monilis, var. consitus, chez lequel la patte antérieure droite présentait une disposition anormale telle que le pouvoir tracteur de cet organe devait être réduit. D'ailleurs, l'animal ne déposait pas cette patte à chaque pas; ce dépôt semblait douloureux. Les autres leviers, absolument normaux, effectuaient leurs fonctions d'une façon régulière. L'action de la patte antérieure gauche l'emportait de beaucoup sur celle de l'homologue droite; il en résultait une marche suivant une courbe appartenant à une circonférence d'un rayon très petit, variant de $0^m,10$ à $0^m,25$.

Lors du dépôt du trépied, les mouvements de chacune des pattes sont simultanés. Lors de la levée, la patte postérieure est toujours un peu en retard sur les deux autres. L'action du membre postérieur est donc plus longue que celle des deux antérieurs; le dernier temps de sa poussée est très important. On peut dire que ce dernier effort détermine et règle, dans une grande mesure, les mouvements réactionnels du corps. Le premier temps de poussée est efficace pour la progression du corps pendant le pas simple; le deuxième temps est favorable à la formation du pas double: élément fondamental de la progression continuée.

La valeur de la progression dans chaque pas simple a pour mesure la longueur de projection de l'extrémité abdominale. La longueur de la jetée des pattes, la quantité dont progresse la partie antérieure du corps ne représentent pas, en effet, la valeur du pas. Les courbures des membres antérieurs rendent fautifs les résultats déduits de leurs mouvements. Les oscillations de la tête sur le corselet et du corselet sur l'abdomen rendent impossible l'estimation de la longueur du pas d'après la progression de l'extrémité antérieure de la tête.

Les valeurs numériques du déplacement réel du corps n'ont qu'une importance tout accessoire pour la compréhension de la mécanique de la progression.

Mouvements généraux du corps.

La marche est caractérisée par la continuité dans le transport.

Elle est formée de la somme des déplacements peu importants qui se font pendant les pas simples. Au premier pas succède un second, à la première projection rectiligne postéro-antérieure succède une deuxième.

Comment se font ces transmissions ? Comment le corps quitte-t-il momentanément l'instrument qu'il vient d'employer, c'est-à-dire le trépied actif, pour se servir de l'outil homologue qu'il trouve dans le trépied au soutien ?

Pour le comprendre, l'étude des mouvements généraux du corps est nécessaire.

Ces mouvements sont de trois catégories :

1° Mouvements dans le sens horizonal,

2° Mouvements de balancier dans le sens vertical,

3° Mouvements de balancier dans le sens transverse.

I. — *Mouvement du corps dans le sens horizontal.*

On constate facilement que dans la marche, le corps subit des oscillations dans le sens horizontal. L'extrémité postérieure du corps est portée successivement à droite et à gauche de la ligne suivant laquelle se fait le mouvement, pendant que l'extrémité antérieure est portée à gauche et à droite.

Si on fait marcher l'insecte sur un fond enduit de noir de fumée, très souvent, l'abdomen touchant le sol à certains moments de la progression fournit le tracé de ce mouvement. En fixant à l'extrémité de l'abdomen un stylet léger dirigé en bas et en arrière, on obtient des tracés parfaits de cette oscillation. Sur de tels graphiques (l'observation directe d'individus armés ou non de stylet inscripteur suffit déjà) on constate facilement que le corps est oblique d'avant en arrière, de gauche à droite, pendant presque tout le temps d'appui du triangle à base dirigée à gauche ; que, au contraire, il est oblique de droite à gauche et d'avant en arrière pendant la plus grande durée de l'appui du triangle à base droite. Au moment du dépôt d'un triangle d'appui, l'obliquité de l'axe du corps est inverse de son obliquité au moment de la levée de la patte postérieure de ce système. A la levée de la patte postérieure, l'éloignement de l'abdomen de la ligne de direction est maximum.

L'extrémité abdominale décrit, en conséquence, une serpentine dont les positions extrêmes en dehors de la normale correspondent aux levées des pattes postérieures.

Nous avons parlé antérieurement (p. 587) de l'action de la patte postérieure par rapport à cette oscillation horizontale du corps.

II. — *Mouvements du corps dans le sens vertical.*

Au moment où un système de trois pattes prend position sur le sol, le corps est incliné de haut en bas, d'avant en arrière. Pendant l'appui, cette inclinaison diminue petit à petit grâce:

1° à l'abaissement de la partie antérieure du corps due à l'obliquité du plan dans lequel se meut la première patte, et

2° au relèvement de la partie postérieure du corps déterminé par la foulée de la troisième patte. Quand un système de trois pattes va se lever, le corps est horizontal, quelquefois même, oblique d'arrière en avant, de haut en bas. Il revient d'ailleurs rapidement à l'obliquité inverse lors du premier temps d'appui du trépied suivant.

Il est à noter que ce mouvement est un mouvement de bascule, dans lequel le corps agit “ in toto „ autour d'un axe situé beaucoup plus en avant du corps qu'en arrière.

Les tracés donnés par les insectes courant sur du noir de fumée présentent une alternance régulière dans l'intensité de la courbe de l'abdomen, souvent même cette courbe est régulièrement interrompue de place en place (pl. XVIII, fig. 2). Ces faits résultent du mouvement vertical. Il est cependant dangereux de se baser sur ces tracés pour étudier le phénomène. L'insecte en marche présente ordinairement des mouvements abdominaux nullement en rapport avec la locomotion. Ces oscillations s'inscrivent et modifient les rapports entre les tracés du mouvement vertical et ceux des pattes.

Ce mouvement est directement observable et voici une bonne méthode pour l'étudier :

On fait marcher l'animal dans la chambre noire décrite plus haut. En se couvrant la tête d'un voile noir analogue à celui dont se servent les photographes, l'observateur examine, par la paroi postérieure ouverte de la chambre, l'insecte sur le fond lumineux de la fenêtre antérieure de la caisse. La silhouette mobile de l'animal en marche est des plus intéressantes. Au point de vue du mouvement vertical surtout, elle est instructive. En tenant l'œil fixé à un niveau favorable, on voit, dès que la patte postérieure est déposée, toute la surface tergale de l'insecte. Insensiblement cette face tergale devient de moins en moins visible, le corps se rapproche de la direction horizontale ; bientôt on ne voit plus que la partie postérieure du corps, et même quelquefois, au moment du dernier temps de la foulée, on aperçoit la face sternale du corps depuis l'extrémité de l'abdomen jusqu'au niveau de la tête. La bascule du corps apparaît ainsi dans toute son évidence.

III. — *Balancement du corps dans le sens transversal.*

Nous avons analysé ce mouvement en parlant des fonctions de la patte moyenne. Le corps s'affaisse successivement à droite et à gauche, du côté où la patte d'appui est sur le sol. Nous avons montré que cet affaissement est nul, négatif même, au moment où la patte moyenne se dépose ; qu'il se manifeste pendant toute la période d'appui de cette patte, qu'il est maximum approximativement au moment de la levée de cette patte.

Si on considère les trois fonctions que nous venons d'étudier, au point de vue de leur continuité et de leur succession, de leurs rapports avec le mouvement des pattes, il est à noter :

1° Que les deux premiers mouvements se font autour d'un axe horizontal et d'un axe vertical situés très en avant du corps.

2° Que le troisième mouvement ne se fait pas autour de l'axe longitudinal du corps.

Il en résulte que le centre de gravité de l'insecte qui, d'après les curieuses et patientes recherches de Plateau (1), se trouve dans le plan médian du corps, à la base de l'abdomen ou dans la partie postérieure du thorax, ordinairement vers le milieu de la longueur du corps, que ce centre de gravité, disons-nous, subit des déplacements provenant des trois mouvements du corps.

---

(1) Plateau. Recherches expérimentales sur la position du centre de gravité chez les insectes. *Archives des sciences de la bibliothèque universelle.* Janvier 1872.

Nous admettons parfaitement, avec le professeur Plateau, que pendant la marche les déplacements du centre de gravité autour de sa position moyenne doivent être très minimes, si on considère les oscillations de ce point dans l'organisme même, déterminées par les variations dans les divers organes. Mais si on examine la position du centre de gravité par rapport au triangle d'appui de la marche, les déplacements déterminés par les mouvements du corps, sont relativement considérables et absolument fondamentaux dans la mécanique de l'insecte.

Or, les trois oscillations corporelles atteignent leur maximum au moment de la levée de la patte médiane d'appui, c'est-à-dire au moment où un pas vient d'être terminé par le trépied d'appui.

Quelles sont les conséquences de chacun de ces mouvements? L'oscillation verticale porte la région abdominale en haut, donc élève le centre de gravité. Plus le centre de gravité du système général de l'insecte sera élevé, moins la stabilité sera assurée.

L'oscillation horizontale portant la région abdominale et, en conséquence, le centre de gravité vers la patte médiane, sommet du triangle d'appui; le balancement transversal du corps déterminant l'affaissement du corps vers la même patte d'appui, amènent la sortie du centre de gravité hors de la base d'appui et la chute du corps de ce côté. Le corps oscille autour de la ligne qui joint les extrémités des pattes antérieure et moyenne de son trépied d'appui (Pl. XVIII, fig. 1 et 2). Et si on veut y réfléchir quelque peu, tous les mouvements simples que nous avons analysés contribuent à rendre ces chutes successives faciles, et à rendre leur succession régulière.

Nous reviendrons sur ce sujet dans nos conclusions générales.

La marche chez les arachnides.

Nos recherches sur la locomotion des octopodes ne sont pas suffisantes pour permettre l'énoncé d'une théorie générale.

Ces observations ont porté principalement sur le Buthus australis (L.). Nos conclusions ne se rapportent donc, d'une façon formelle, qu'au sous-groupe des scorpions. Nous n'infirmons en aucune façon l'exactitude des remarques faites par Carlet (1) à propos de l'Epeira diadema ♀, et dont nous avons parlé plus haut; mais, d'après des observations encore insuffisantes sur Epeira (species?) dans lesquelles nous sommes arrivés à des résultats différents, nous sommes obligés de serrer de près les remarques de l'auteur français et de poser les questions suivantes :

1° Quel était le volume de l'abdomen anormal de l'Epeira?
2° Quelle était la nature de la piste fournie à l'animal?
3° Quel degré de pente avait ce chemin?

Il se pourrait bien, en effet, que la locomotion observée par Carlet fût une locomotion anormale. Nous exposerons plus loin les données qui nous permettent de faire cette hypothèse.

Marche du Buthus australis (L.).

Si on examine les quatre pattes d'un même côté, on observe que la première et la quatrième se déposent en même temps sur le sol. La première patte, lors du dépôt, place ses articles pour ainsi dire dans le prolongement les uns des autres. Son action consécutive se fait par augmentation de la courbure générale, l'extrémité de la patte restant fixée sur le sol et le corps étant attiré vers ce point stable. La patte postérieure est plus longue que l'antérieure, la foulée qu'elle fait faire est d'une valeur de projection plus grande que la traction dont est capable le membre antérieur. Aussi voit-on que la quatrième patte reste plus longtemps fixée sur le sol que l'antérieure. Elle a une valeur agissante plus grande que cette dernière.

Le mouvement des deux pattes moyennes (2e et 3e) est alternatif : l'une se dépose, l'autre se lève. Dans ces déplacements, il y a un temps pendant lequel les deux pattes sont appuyées simultanément. De sorte que la succession des temps est la suivante : 1°, la 3e se rapproche de la 2e ; 2°, les deux pattes rapprochées restent un moment appuyées toutes les deux ; 3°, la 2e patte se projette en avant ; 4°, la 3e se lève au moment où la 2e touche terre.

---

(1) Carlet, *l. c.*

La première et la deuxième pattes ont des mouvements régulièrement alternatifs. Au dépôt de l'une correspond la levée de l'autre. Mais point important à noter, ces deux membres sont des leviers de traction. L'extrémité de chacune de ces pattes ne dépasse jamais en arrière, le plan transversal mené par leur insertion au corps ; leurs directions sont sensiblement parallèles.

Les pattes 3 et 4 alternent aussi dans leurs mouvements, un temps d'appui commun interrompant leurs oscillations. Pendant la période de double appui, les extrémités de ces deux pattes se trouvent sur une même ligne transversale, la troisième interne vis-à-vis de la quatrième. De même que les deux pattes antérieures (1e et 2e) sont tractives, de même les pattes postérieures (3e et 4e) forment des instruments de pulsion, leur point de fixation se trouve toujours en arrière du plan transversal mené par la région du corps où s'articulent ces membres.

La 1re et la 3e pattes alternent régulièrement dans leurs actions, la levée de l'une et le dépôt de l'autre sont isochrones.

La 2e et la 4e pattes se lèvent et se déposent simultanément.

Pour les deux séries de pattes : droite et gauche, il ne suffit pas de dire que les pattes de même ordre ne se meuvent pas en même temps. Il est nécessaire d'examiner de près la corrélation des différents stades.

Les 2 pattes antérieures alternent régulièrement entre elles, de même que les quatrièmes. Nous avons décrit plus haut des temps de double appui pour les pattes d'un même côté du corps. Les valeurs de ces repos communs varient avec la vitesse de progression. Il en résulte que, suivant la rapidité de la marche, les pattes de même ordre pourront se trouver, pendant un temps variable, ensemble sur le sol. Le tableau des rapports entre les mouvements des pattes moyennes (2e et 3e) droites et gauches dépend aussi entièrement du rapport existant entre le balancement de la patte antérieure d'un côté et le déplacement de la patte postérieure du côté opposé, la levée de l'une pouvant coïncider avec l'appui de l'autre, ou en être séparée par un temps d'appui commun.

Le scorpion en marchant tient ses pinces écartées; les branches de chacune de ces pinces sont également distantes. Aucun mouvement régulier de ces organes volumineux et pesants n'est en relation avec les différents temps de la marche.

Le corps, pendant la progression, est successivement déjeté à droite et à gauche. Il est fortement relevé sur les pattes, sa distance du sol est de 1/2 à 3/4 centim.

Lors de la station, le corps s'affaisse sur les membres et vient toucher terre par toute sa longueur. Les pinces antérieures se déposent sans se fermer. — Cette position est passagère. — L'animal entre au repos : Le corps se ramasse fortement dans le sens antéro-postérieur, les membres se replient; les pinces se ferment et se retirent sous le corps.

Le scorpion présente comme les insectes, mais d'une façon beaucoup plus nette, certains arrêts qui sont des plus intéressants à étudier. Ces interruptions correspondent à une sorte d'étonnement de l'animal. Elles se produisent très souvent quand des modifications, grandes et subites, sont déterminées dans les conditions externes. La projection d'un faisceau lumineux intense sur la piste, la production d'un bruit subit, la chute d'un corps solide devant l'animal, l'insufflation d'air chaud et humide surtout, sont des moyens pour les provoquer.

L'animal arrête donc brusquement sa marche. Les membres à l'appui y persistent. Les membres au soutien s'abaissent lentement, en conservant les rapports qu'ils avaient entre eux et avec les autres membres. Or les scorpions lèvent fortement les pattes pendant la progression; si le moment de l'excitation est favorable, il est on ne peut plus aisé d'étudier le dépôt des pattes qui étaient au soutien; leur descente dans une de nos expériences a duré approximativement trois secondes.

Bientôt l'animal, ou reprend sa course ce qui est le cas général après une excitation lumineuse ou auditive, ou prend la position de repos ce qui est habituel dans le cas de l'emploi de l'air chaud et humide.

La durée de la période transitoire est assez longue; elle nous a suffi dans tous les cas pour prendre le croquis des organes de la locomotion (Pl. XIX, fig. 15).

En considérant les mouvements des pattes et leurs positions dans les stades de repos, nous pouvons comprendre le système mécanique en présence duquel nous nous trouvons. Pour toute l'analyse des mouvements combinés qui suit, voir la figure (Pl. XIX, fig. 15) qui représente la position des pattes pendant un des arrêts observés par nous.

Les quatre pattes moyennes forment sans cesse un triangle. Le sommet en est formé par les deux pattes en appui commun pendant un certain temps, les angles à la base sont constitués par les pattes moyennes du côté opposé, précisément distantes l'une de l'autre au moment où celles du côté opposé ont leurs extrémités réunies. Par le jeu des pattes de la deuxième et de la troisième paire, le triangle se déplace de façon à avoir son sommet successivement à droite et à gauche. Pendant que le triangle formé par les pattes médianes a son sommet dirigé à droite, par exemple (Pl. XIX, fig. 15) les pattes antérieure et postérieure du même côté agissent, la première par traction, la seconde par pulsion. La deuxième patte droite se lève bientôt et se projette en avant. Le sommet du triangle de droite devient gauche, car la troisième patte gauche se rapproche de la seconde d'un mouvement à peu près isochrone à celui de la deuxième patte. La première patte droite termine sa traction, la première gauche a commencé son effort efficace pour le transport. La quatrième droite finit sa pulsion un peu après que la première patte du même côté a terminé son travail. Au moment où la quatrième droite finit la poussée, la quatrième gauche se met à l'œuvre par augmentation de l'angle génual qui mesure à ce moment 90°.

En somme, l'animal se sert des quatre pattes moyennes pour former la base de sustentation. La forme triangulaire de cette figure est analogue à la surface d'appui des insectes. Cette figure se déplace à chaque pas : la base est droite, puis gauche (Pl. XVIII, fig. 3). Mais il est évident que, pendant ce changement, au moment par exemple où le sommet est à droite, la deuxième patte de ce côté et la troisième gauche se levant simultanément, il y a un temps durant lequel la base d'appui est exclusivement formée par la droite joignant les extrémités des pattes deuxième de gauche, troisième de droite. Le corps en équilibre instable sur cette ligne, poussé par la patte postérieure droite et attiré par la première patte du même côté, basculera au-dessus de cette ligne, tombera jusqu'au moment où la deuxième patte droite, s'étant de nouveau appuyée, aura fermé le triangle qui dès lors est à base droite. En ce moment le centre de gravité est de nouveau compris dans la base de sustentation. Le pas vient d'être terminé.

Les pattes antérieures et postérieures sont les véritables organes actifs de la marche; les pattes moyennes sont les membres d'appui.

Nous avons insisté sur le fait que la poussée de la quatrième patte est plus longue que la traction de la patte antérieure; nous avons dit aussi que la deuxième patte droite, par exemple, se lève un peu avant la troisième gauche.

Nous comprenons maintenant l'importance de ces retards. Les deux efforts continués font, en effet, que le centre de gravité est déjà propulsé avant que le triangle d'appui ne s'ouvre. Il en résulte que la bascule du corps autour de la ligne de support doit se faire inévitablement en avant. Il doit se faire inévitablement de par la loi de la chute des corps. L'intervention de l'action musculaire n'est pas nécessaire en ce moment pour assurer la progression. — La chute en arrière amènerait le renversement de l'animal, l'interruption de la marche; la tombée en avant amène la formation du pas.

Dans ce que nous venons de dire sur le rôle des pattes de la deuxième et de la troisième paire, nous avons été trop exclusifs. Leur rôle principal est le soutien du corps, sans doute. Mais ces membres interviennent aussi, les deuxièmes dans la traction, les troisièmes dans la pulsion. Leur orientation que nous avons fait connaître plus haut, leur permet d'accomplir cette fonction accessoire.

La hauteur de suspension du corps, l'oscillation horizontale de celui-ci, rendent, comme on le comprend aisément, la bascule de la masse pesante au-dessus de la ligne d'appui beaucoup plus commode.

Il est utile de rebrousser un peu chemin et de voir ce que devient cette étude de la marche du scorpion en présence des observations de Carlet (1) et de Wilkins (2). La locomotion de l'Epeira diadema ♀ est-elle donc essentiellement différente de celle de cet autre octopode : le Buthus australis ?

En premier lieu, la petitesse relative de l'Epeira en rend l'observation beaucoup plus difficile que celle du scorpion. Chez Epeira (species ?), nous sommes parvenus à suivre le mouvement des pattes. Mais étudier les temps de double appui des différents membres était impossible. La vitesse s'opposait à cet examen.

En second lieu, comme Carlet le dit lui-même, chez la femelle l'abdomen volumineux constitue un fardeau qui retarde l'allure ; et l'allure n'est-elle pas aussi changée ? Il est évident, toute la série des insectes le prouve, que l'action de la patte postérieure augmente à mesure que le poids de la portion abdominale s'accroît. Cette patte est toujours en retard sur la patte antérieurs lors de la levée, nous en avons donné la raison théorique plus haut. Plus l'abdomen est lourd, plus, on le conçoit, ce retard est grand ; à tel point même que la surcharge expérimentale de l'abdomen détruit absolument la simultanéité d'action des pattes antérieure et postérieure de l'insecte. L'araignée que nous avons observée ne nous a pas donné l'allure décrite par Carlet, elle nous a présenté le système de mouvement du scorpion. Malheureusement, comme nous le disions plus haut, la petitesse de cette espèce et sa marche assez précipitée ne

---

Carlet, *l. c.*
Wilkins, *l. c.*

nous ont point permis de faire l'analyse complète de sa progression. Mais en faisant marcher cette araignée sur une surface lisse et quasi verticale nous avons vu se modifier l'allure de l'animal ; nous avons pu tracer alors le tableau que Carlet nous a fourni pour l'Epeira diadema.

Les conclusions de Carlet sont-elles donc applicables au transport normal ? Nous en doutons ; nous nous croyons en droit de les éliminer provisoirement.

Demandons de nouvelles recherches sur la marche des araignées.

Nous ne doutons guère du résultat de ces études; nous osons penser, d'après des observations trop incomplètes certainement, que la marche de l'araignée présente une grande analogie avec celle du scorpion. Si nos prévisions sont vérifiées, nous pourrons généraliser nos conclusions et les étendre, à tout le groupe des octopodes. Peut-être même, un seul système mécanique régit-il les transports hexapode, octopode, décapode (*).

Conclusions générales.

Les hexapodes, dont on a exactement défini le système de progression par la désignation : *système du double trépied*, ont une base d'appui triangulaire. Le corps en équilibre sur les pattes, bascule bientôt autour de la ligne représentée par le côté antérieur de ce triangle, grâce aux mouvements combinés des trois pattes, les pattes antérieure et postérieure d'un même côté (celui de la base du triangle) agissant d'une façon réellement active pour déterminer la chute. Dans les éléments constitutifs

---

(*) D'après des expériences personnelles faites pendant un temps malheureusement trop court sur différent décapodes.

Depuis la présentation de ce travail, nous avons eu l'occasion d'étudier en détail un grand nombre de crustacés. Nous avons pu voir que notre hypothèse sur leur mécanique était justifiée. Le détail de ces observations paraîtra ultérieurement. Mais nous tenons dès maintenant, à remercier publiquement Monsieur le professeur de Lacaze Duthiers qui a bien voulu nous recevoir dans ses laboratoires de Roscoff et de Banyuls-s-m.

du trépied d'appui sont donc compris les leviers nécessaires à la progression.

Les scorpions (peut-être tous les octopodes) ont aussi une base de sustentation triangulaire. Le pas est également déterminé par la bascule du corps autour du côté antérieur du triangle. Mais chez eux, ce mouvement est obtenu par des pattes actives qui sont indépendantes du triangle soutenant le corps. — Les mêmes effets sont donc obtenus, d'une façon homologue, chez les deux types. Le système du scorpion doit être nommé : *système du trépied unique et variable avec organes actifs externes.*

Les deux mécanismes sont semblables. L'infériorité du système octopode peut être résumée dans ces mots : multiplicité inutile d'organes.

La loi qui régit les marches bipède et quadrupède est aussi celle qui domine les marches hexapode, octopode, décapode (?).

La marche est déterminée par la sortie du centre de gravité des bases de sustentation que l'organisme se procure successivement.

Et, à l'opposé de P. Bert, nous appliquons au transport terrestre des insectes et des scorpions, des araignées et des crustacés probablement aussi, comme à la marche de l'homme et des quadrupèdes, la définition générale :

LA MARCHE EST UNE SÉRIE DE CHUTES SUCCESSIVEMENT ARRÊTÉES.

En terminant ce travail, qu'il nous soit permis d'adresser nos plus vifs remercîments à MM. les professeurs Yseux et Plateau qui ont bien voulu nous guider de leurs conseils.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XVIII.

Fig. 1. Traces laissées sur papier par Meloe proscarabeus dont les pattes étaient enduites de couleurs.

Vert : Patte antérieure ; rouge brun : Patte moyenne ; violet : Patte postérieure.

Fig. 2. Traces laissées par Ateuchus puncticollis. — Mêmes couleurs.

La trace noire sinueuse et médiane est celle de l'abdomen qui était armé d'un stylet inscripteur.

Dans les fig. 1 et 2, les trépieds d'appui sont représentés par les triangles pointillés. Les triangles à base droite sont dessinés à l'encre verte, ceux à base gauche à l'encre rouge.

Fig. 3. Traces de la marche du BUTHUS AUSTRALIS.

Vert : Traces des deux premières pattes.

Violet : Id. dernières pattes.

Les trépieds d'appui sont représentés par les triangles pointillés. Les triangles à base droite sont dessinés à l'encre rouge ; ceux à base gauche à l'encre verte.

PLANCHE XIX.

Fig. 1. Patte antérieure droite, vue par la face sternale. — (Stade moyen de traction.)

Fig. 2. Patte antérieure droite. — Cavité articulaire pour la hanche ; (*ax*) axe du corps.

Fig. 3. Patte antérieure droite. — Hanche (*h*) ; trochanter (tr.) ; fémur (*f*) ; vus par la face sternale ; (*ax*) axe du corps.

Fig. 4. Patte antérieure droite. Extrémité inférieure du fémur. — (Cavité articulaire de sa paroi inférieure, (*c*) ; cavité articulaire de sa paroi supérieure, (*c'*) ; paroi externe, (*pe*) ; paroi interne, (*pi*).)

Fig. 5. Patte antérieure droite. Extrémité supérieure de la jambe. — Condyle de la face inférieure, (*a*).

Fig. 6. Patte moyenne droite, vue par la face sternale.

Fig. 7. Patte moyenne droite. Cavité articulaire pour la hanche; (*ax*) axe du corps.

Fig. 8. Patte moyenne droite. Hanche, (*h*); trochanter, (*tr*); fémur, (*f*); vus par la face ventrale.

A. Les segments sont représentés sur un seul plan. L'extension est totale.

B. Les segments sont dessinés en perspective. Demi-extension; (*ax*) axe du corps.

Fig. 9. Patte moyenne gauche. Extrémité de la jambe et tarse au moment du dépôt du membre.

Fig. 10. Patte moyenne gauche. Extrémité de la jambe et tarse à la fin du stade d'appui.

Fig. 11. Patte postérieure droite, vue par sa face ventrale.

Fig. 12. Patte postérieure droite. Cavité articulaire pour la hanche. (*ax*) axe du corps.

Fig. 13. Patte postérieure droite. Extrémité inférieure du fémur. Cavité articulaire de la paroi inférieure, (*c*); cavité articulaire de la paroi supérieure, (*c'*); échancrure de la paroi externe, (*e*).

N. B. — Les figures 1-8 et 11-13 sont faites d'après ORYCTES NASICORNIS. *Les figures 9 et 10 d'après* GEOTRUPES VERNALIS.

Fig. 14. Traces laissées par MELŒ PROSCARABEUS marchant sur une lame de verre enduite de noir de fumée.

Patte antérieure
(*α*) Traces des griffes terminales du tarse.
(*β*) Traces de la face inférieure des articles.

Patte moyenne
c) Traces des griffes terminales du tarse.
d) Id. successives des différents articles tarsiens.
e) Trace de l'épine de l'extrémité supérieure du tarse.

Patte postérieure (*f*) Traces.

Fig. 15. Croquis des organes de la locomotion du BUTHUS AUSTRALIS, pris pendant un stade d'arrêt.

1, 2, 3, 4 : Pattes droites.
a, *b*, *c*, *d* : Id. gauches.
b, *c*, 2, 3 : 4 pattes moyennes formant le triangle d'appui.

1, 4. Première et quatrième pattes droites, en appui et agissantes au moment de l'observation.

a, *d*. Première et quatrième pattes gauches; au soutien lors de l'observation, mais s'étant déposées pendant la durée de l'arrêt.

PLANCHE XX.

Fig. 1. Piste à obscurité croissante.

P : plancher, L : lame fixe, L′ : lame mobile, O : Extrémité ouverte de la piste, F : fond, cc′ : cadres triangulaires, D : diaphragme, Fe : fenêtre mobile.

Fig. 2. Chambre noire.

Pp : paroi postérieure, Ps : paroi supérieure mobile, Pa : paroi antérieure pourvue d'une fenêtre, LL′ : lattes internes, EE : échelle.

Laboratoire de Pathologie générale de Bologne.

Sur la kératinisation du poil et les altérations des follicules causées par l'épilation (1),

PAR

LE Dr SÉBASTIEN GIOVANNINI,

Professeur de Dermatologie et de Syphilographie à l'Université de Turin.

(PLANCHES XXI à XXIV.)

Dans la présente publication, je me propose de faire connaître les résultats d'une série de recherches microscopiques, faites directement sur le cuir chevelu, enlevé sur des vivants, pour déterminer :

1o les altérations qui se produisent dans les follicules au moment de l'arrachement du poil ;

2o les modifications régressives qui ont lieu dans le follicule après l'arrachement du poil.

Ce qui m'a déterminé à entreprendre cette étude d'alopécie produite artificiellement sur l'homme, a été, non seulement la considération qu'elle pourrait contribuer à accroître nos connaissances sur la physiologie et sur la pathologie du poil, mais aussi l'espoir que les faits établis dans ces recherches pourraient rendre plus facile et moins incertaine, que par le passé, l'interprétation de ce que l'on peut observer dans les follicules de l'homme à l'occasion de la perte des poils, dans des conditions soit normales, soit pathologiques.

---

(1) Dans le travail intitulé *De la régénération des poils après l'épilation* et publié dans les « *Archiv für mikroskop. Anatomie* (Bd. XXXVI, S. 528) » on a renvoyé le lecteur à la planche III, fig. 17, 13, 12, 15 du travail que nous publions dans ces Archives. Nous devons prévenir que, par suite de modifications apportées dans la numération des planches et des figures annexées au présent mémoire, la pl. III susindiquée est devenue la pl. XXIV et les fig. 17, 13, 12, 15 les fig. 12, 8, 7, 10.

Quelques-uns des résultats de mes recherches ont déjà été publiés, partie dans une note préliminaire (1), partie dans une publication particulière de circonstance, dont il a été tiré cinq exemplaires seulement (2), et partie dans une communication faite à l'Académie royale des sciences de Turin, dans la séance du 18 avril 1890 (3). Mais ce n'est qu'aujourd'hui que ce travail paraît avec le caractère d'une publication définitive.

Pour les observations qui forment le sujet du présent mémoire, la peau fut fournie volontairement par des personnes jeunes, saines et pourvues d'une riche chevelure. Le plus souvent cette peau fut prise dans la région occipitale, dont une partie avait été très soigneusement épilée auparavant. On l'exportait dans toute son épaisseur, par portions longues d'un centimètre et larges de cinq millimètres environ. Le plus souvent, chacun de ces lambeaux de cuir chevelu fut fourni par des sujets différents ; mais quelquefois le même sujet fournit deux ou même trois de ces lambeaux.

Immédiatement après l'excision, la peau fut fixée, selon les indications de Flemming, dans une solution composée des acides osmique, chromique et acétique, et, après une préparation opportune, elle fut convenablement sectionnée avec le microtome. Je pratiquai toujours les coupes de manière que les follicules fussent sectionnés transversalement ; quelques rares fois aussi, dans des fragments de la peau excisée, je les pratiquai dans la direction de l'axe du follicule. Les coupes, disposées en séries sur le porte-objets, de la manière déjà décrite dans un autre travail (4), furent colorées exclusivement avec le violet de méthyle ; ensuite, avant de procéder à leur décoloration, au moyen de l'alcool absolu et de l'essence de girofle, elles furent mises en contact avec une solution composée, suivant les indications de Bizzozero (1), d'une partie d'acide chromique sur mille parties d'eau.

---

(1) GIOVANNINI. — *Intorno alle alterazioni dei follicoli nella depilazione ed al modo di generarsi dei peli nuovi.* Bologna, 1888. Regia tip.

(2) IDEM. — *Tavole istologiche rappresentanti le alterazioni dei follicoli nella depilazione ed il modo di generarsi dei peli nuovi.* Bologna, 1889. Regia tip.

(3) IDEM. — *Delle alterazioni dei follicoli nella depilazione e del modo di generarsi dei peli nuovi.* (*Giornale della R^{a}. Accademia di Medecina di Torino*, 1890, page 338.)

(4) GIOVANNINI. — *Sullo sviluppo normale e sopra alcune alterazioni dei peli umani* (*Atti della R. Accademia medica di Roma.* Anno XIII, 1886-87, serie II, vol. III. *Vierteljahresschrift f. Dermatologie u. Syphilis*, 1887, p. 1049).

Je préférai sectionner les follicules en sens transversal, parce que, leur direction, dans le cuir, étant variée, les coupes longitudinales qu'on essaye de pratiquer deviennent presque toujours obliques, et parce que, avec les coupes transversales disposées en séries, on arrive toujours à composer graphiquement les coupes longitudinales des follicules.

La méthode que j'ai toujours suivie dans la composition de ces coupes longitudinales, est la suivante :

Au moyen de la chambre claire, au grossissement constant de 200 diamètres, avec lequel ont été faits tous les dessins des planches jointes au présent travail, j'obtenais d'abord les contours des diverses parties contenues dans chaque coupe transversale du follicule que je voulais représenter graphiquement en coupe longitudinale ; ensuite, d'après ces dessins, je reportais les diamètres de ces diverses parties sur des lignes parallèles distantes de deux millimètres l'une de l'autre, distance qui représentait conventionnellement l'épaisseur de chaque coupe transversale. Les règles que j'ai observées dans cette représentation graphique, sont les suivantes :

Pour la partie de la racine du poil qui s'étend depuis la matrice jusqu'à l'extrémité du collet, je reportai, tel quel, le diamètre de chaque coupe transversale, quand celle-ci se présentait de forme ronde, et le diamètre moyen, quand la coupe présentait une forme plus ou moins ovale. Des coupes transversales de la partie radiculaire de la tige du poil, je reportai le diamètre le plus court.

Des diverses couches de la gaine radiculaire interne, je reportai leur épaisseur normale.

De la papille, je reportai le diamètre moyen de la coupe transversale.

---

(1) Bizzozero. — *Sulla produzione e sulla rigenerazione fisiologica degli elementi glandulari.* (*Archivio per le scienze mediche*, vol. XI, 1887, p. 200.)

Quant à la cavité du follicule, je reportai le diamètre le plus grand de la portion que j'indiquerai plus loin comme étant la plus lente à s'atrophier, et le diamètre moyen du reste du follicule.

Les diverses zones de kératinisation des poils et de la gaine interne de la racine, le pigment, les fragments de la substance kératinisée, la kératohyaline, etc., furent aussi marqués dans les dessins longitudinaux, conformément à la position de ces parties, dans les coupes transversales correspondantes.

Quant aux cellules en karyokinèse, tant de la matrice des poils et de celle de la gaine interne de la racine que de la papille et des parois folliculaires, je ne représentai pas seulement celles qu'on rencontrait sur le diamètre de section transversale, mais toutes celles qu'on observait dans ces parties, dans les différentes coupes transversales d'un même follicule, et je les projetai à la place voulue dans la coupe longitudinale correspondante.

Pour donner une empreinte plus grande de vérité aux dessins des coupes longitudinales des follicules obtenus de la manière décrite ci-dessus, j'ai reproduit divers détails des meilleures coupes longitudinales réelles que j'avais à ma disposition.

Quant à la littérature relative aux altérations des follicules dans l'épilation, elle est encore très pauvre. Les connaissances que nous avons sur ce sujet, relativement aux animaux, nous ont été procurées indirectement par des auteurs qui se proposaient d'étudier la régénération du poil.

Parmi eux il faut mentionner, tout d'abord, Heusinger (1) qui, à l'examen des follicules des poils de la moustache d'un chien, après l'arrachement, découvrit les particularités suivantes :

“ Aussitôt après l'arrachement du poil, une goutte de sang
“ paraît à l'orifice supérieur de la bourse. Si on ouvre celle-ci,
“ de deux à vingt heures après l'avulsion, on trouve la substance
“ charnue gonflée et remplie de vaisseaux.

“ Trois jours après l'arrachement, j'ai retrouvé cette sub-

---

(1) Heusinger. — *Sur la régénération des poils* (*Journal complémentaire du Dictionnaire des Sciences médicales*, t. XIV, 1822, p. 339).

“ stance, à peu de chose près, dans son état ordinaire. On
“ aperçoit, dans son milieu, une masse noirâtre et friable qui
“ s'étend depuis le fond de la bourse jusqu'au milieu de la
“ hauteur de la substance charnue. „

De longues années après, Vaillant, faisant des expériences sur le cochon d'Inde, nous fit aussi connaître quelques particularités sur les parties qui suivent le poil et sur l'état du follicule dans l'épilation. Quant au premier de ces points, il distingue plusieurs cas:

Lorsque le poil est encore très jeune, “ il ne paraît alors,
“ écrit Vaillant (¹), avoir contracté que de faibles adhérences
“ avec la tunique vaginale interne, car, arraché, il n'en entraîne
“ aucune portion. Quant à la papille, tantôt elle suit en partie
“ le bouton, tantôt, et c'est le cas le plus ordinaire, elle reste
“ adhérente au fond du follicule.

“ Un peu plus tard, la forme restant la même, une adhérence
“ intime s'établit entre le poil, la tunique vaginale interne et
“ la papille, si bien que les trois parties sont arrachées en
“ même temps.

“ Enfin, lorsque le poil atteint les dernières limites de son
“ existence, le bouton disparaît, la papille se flétrit, et la tige
“ descend, en restant cylindrique, jusqu'au fond du follicule,
“ auquel il adhère si fortement, que, en l'arrachant, on enlève,
“ outre la gaine vaginale interne, une portion de la membrane
“ propre qui coiffe comme d'un capuchon l'extrémité de la
“ racine. „

Touchant l'état du follicule après l'épilation, Vaillant (²), faisant des expériences sur le cochon d'Inde, ne vit point apparaître une goutte de sang à l'orifice du follicule aussitôt après l'arrachement du poil, comme l'avait observé Heusinger sur le chien. Toutefois “ pendant les premières vingt-quatre
“ heures, ajoute-t-il, le follicule nous a paru rempli de sang, mais

---

(¹) VAILLANT. — *Essai sur le système pileux dans l'espèce humaine.* (*Thèse du doctorat*, Paris, 1861, p. 74.)

(²) VAILLANT. — *Loc. cit.*, p. 72 et 73.

“ par réplétion du sinus de la membrane propre, sans que ce “ fluide nous ait jamais paru pénétrer au lieu et place du poil.

“ Dès le second jour, l'épanchement sanguin diminue; la “ gaine externe de la racine, qui ne suit pas le poil arraché, “ forme alors une espèce de cylindre renfermé au centre du “ follicule, terminé en cul-de-sac inférieurement, plein et “ continu à l'épiderme supérieurement. On n'y distingue rien “ qui paraisse représenter la tunique vaginale interne. Les “ glandes sébacées restent d'ordinaire en place. En écrasant le “ follicule, il est facile d'extraire tout, ou portion, du cylindre “ intérieur; on voit qu'il est composé d'éléments nucléaires “ granuleux de 0^{mm},008 à 0^{mm},010 avec des nucléoles brillants. “ C'est bien là l'aspect des cellules de la gaine externe de la “ racine chez le cochon d'Inde. „

Enfin, Stroganow (¹), ayant examiné la peau du dos sur le chien, quelque temps après l'épilation, s'exprime de la manière suivante sur le détachement du poil et sur l'état des follicules :

“ Bei der untersuchung habe ich gefunden, dass künstlich “ nicht alle Haare vollkommen herausgezogen werden, sondern “ die meisten brechen im obersten Theile des Haarsackes ab, “ seltner am Haarbulbus und noch seltener unterhalb desselben, “ so dass das Haar von der papille vollkommen getrennt wird. “ Wenn der Bulbus herausgezogen wird, so bilden sich gewöhn-“ lich amm 3 bis 5 Tage nach der Operation an der Oberfläche “ der papille junge pigmentirte zellen, welche längst des “ Haarsackes allmählich fortkriechen und endlich den ganzen “ Sack erfüllen, was man nach Verlaufe von 3-5 Wochen “ deutlich sehen kann. Die Lage dieser zellen bleibt sehr “ lange Zeit unregelmässig. „

Évidemment, ces recherches, faites dans un temps où la science avait à sa disposition des moyens beaucoup moins parfaits qu'aujourd'hui, nous disent bien peu de chose sur les altérations immédiates et successives que l'on rencontre dans

---

(¹) STROGANOW. — *Ueber die Regeneration der Haare* (*Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften*, 1869, p. 515).

les follicules après l'épilation. On peut même dire que ces questions, que je me suis proposé de résoudre en vue de l'homme, dans le présent travail, n'avaient pas encore trouvé une solution exacte dans les recherches faites sur les animaux.

Du reste, personne, que je sache, n'avait encore excisé, sur l'homme vivant, la peau du cuir chevelu, dans l'intention d'y observer les modifications des follicules, après l'épilation. L'examen du poil arraché a été, jusqu'à présent, l'unique critérium qui pouvait servir, en quelque manière, à faire connaître indirectement les altérations produites dans les follicules de l'homme, à la suite de l'épilation. Quant aux résultats de cet examen, il en est fait mention dans divers auteurs : Par exemple, Kölliker (1) écrit, sur cette question : " En arrachant " un poil, souvent on enlève en même temps la partie supérieure " de la gaine externe de la racine, quelquefois cette gaine tout " entière..... La gaine interne existe quelquefois tout entière " sur des poils qu'on vient d'arracher. „ Wertheim (2), en parlant de la structure des poils, touche aussi, en passant, la question de l'épilation : " Ein friche ausgerissenenes Haar, dit-il, " besitzt jederzeit einen vom pigment entblössten und papillenlosen kolben. Augenscheinlich wird ersteres auf dem " Wege an den Wänden des Balges abgestreift, und letztere " bleibt bekanntlich jedesmal im Balge zurück. „ Enfin Waldeyer (3) s'exprime ainsi, relativement aux parties qui suivent le poil arraché : " Wird ein noch vollständig lebensfrisches " Haar ausgerissen..... so folgen gewöhnlich beide Wurzels " scheiden dem Zuge ; die Glashaut und die papille bleiben " aber am Haarbalge zurück, ebenso immer einzelne Reste der " äusseren Wurzelscheide, „

---

(1) KÖLLIKER — *Eléments d'histologie humaine.* Traduction de MM. Béclard et Sée. Paris 1856, p. 170.

(2) G. WERTHEIM. — *Ueber den Bau des Haarbalges beim Menschen ; ferner über einige den Haarnachwuchs betreffende punkte.* (*Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen. Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.* L. Bd. Abt. 1864, p. 302.)

(3) WALDEYER *u.* GRIMM. — *Atlas der menschlichen und thierischen Haare.* Lahr, 1884, p. 29.

Comme on peut voir, les opinions du premier et du dernier de ces auteurs ne sont pas tout à fait d'accord sur la portion de la gaine externe de la racine qui suivrait, le plus souvent, le le poil arraché, et sur la fréquence avec laquelle la gaine interne de la racine suivrait le poil. En outre, il est presque superflu d'ajouter que ce que l'on sait sur le poil arraché est bien loin de donner un critérium suffisant pour en déduire le véritable état du follicule après l'épilation.

Mais si, jusqu'à présent, on savait peu de chose relativement aux altérations des follicules, chez l'homme, au moment de l'épilation, on n'avait absolument aucune connaissance positive sur les modifications successives auxquelles les follicules sont sujets.

Avant de parler des altérations des follicules produites par l'épilation, je crois utile de faire connaître QUELQUES OBSERVATIONS SUR LA KÉRATINISATION DU POIL ET DE LA GAINE INTERNE DE LA RACINE, observations que j'ai eu l'occasion de faire pendant que je me livrais à l'étude des altérations susdites (¹). Les faits que je vais exposer à ce sujet, n'ont pas seulement une importance en eux-mêmes, mais ils sont, en grande partie, indispensables pour comprendre ce que je dirai plus loin.

Il faut d'abord remarquer que, avec la méthode de fixation et de coloration employée dans ces recherches, la kératohyaline ne prend une coloration très noire qu'à la périphérie des lambeaux de peau qui sont soumis à l'examen, c'est-à-dire, seulement là où le mélange chromo-osmio-acétique de Flemming a agi avec plus d'intensité. La kératohyaline se présente alors sous l'aspect de granulations qui sont très variables en grandeur et qui ont leur siège dans le protoplasma cellulaire. Dans la gaine radiculaire interne, ces granulations ont une forme irrégulière ; dans la moelle du poil, au contraire, elles ont, pour la plupart,

---

(¹) On trouvera une démonstration à l'appui dans les planches jointes au présent travail, et, mieux encore, dans celles d'un autre de mes travaux, qui peut être considéré comme la continuation de cette étude et qui a pour titre : *De la régénération des poils* (*Archiv für mikroskopische Anatomie* Bd. LXXXVI).

une forme ronde ou ovale. La propriété qu'a la kératohyaline, de se colorer dans la zone la plus externe des lambeaux de peau fixés de la manière indiquée plus haut, n'a encore été constatée, que je sache, par aucun auteur ; c'est pourquoi il m'a semblé utile de la signaler ici. En ce qui regarde les présentes recherches, cette circonstance a été particulièrement avantageuse. D'abord, elle a permis de déterminer exactement, à la périphérie des lambeaux de cuir, là où la kératohyaline se colore, l'extension de celle-ci dans les diverses couches de la gaine interne de la racine et dans la moelle des poils. Ensuite, elle a permis d'observer d'une manière parfaite, dans la partie interne de la peau, où la kératohyaline ne se colore pas, la structure des cellules occupées par elle ; ce qui naturellement n'est pas possible, lorsque cette substance masque en grande partie les cellules par sa coloration.

J'ai profité de cette circonstance pour reproduire, dans les planches jointes au présent travail, des coupes transversales de poils, où la kératohyaline n'apparaît pas. M'appuyant sur l'observation des parties qui la montraient distinctement, j'en ai indiqué le siège, de la manière la plus exacte possible, dans les seules coupes schématiques longitudinales.

Dans ces dernières coupes représentant des poils déjà suffisamment développés, on peut observer que la kératohyaline se trouve dans chacune des trois couches de la gaine interne de la racine, où elle occupe constamment des parties déterminées. Dans les cellules des couches de la gaine interne de la racine, dans lesquelles la kératohyaline n'apparaît pas, et qui correspondent à ces parties, on observe constamment des modifications particulières qui leur donnent un aspect caractéristique, et qui peuvent être considérées comme appartenant exclusivement aux cellules qui commencent à se kératiniser. Ces modifications consistent essentiellement en ce que les noyaux des cellules se ratatinent de plus en plus à mesure qu'on procède du bas vers le haut, tandis qu'ils prennent, en général, avec le progrès de cette altération, une couleur un peu obscure et qu'ils s'entourent d'un halo clair qui devient graduellement plus distinct. La partie des différentes couches de la gaine radiculaire interne, occupée par la kératohyaline, et sur l'extension de laquelle ont lieu les modifications cellulaires mentionnées plus haut, je la nomme ZONA GRANULOSA.

Immédiatement au-dessus de la *zona granulosa* de chacune des couches de la gaine radiculaire interne, les cellules, tout en montrant assez distinctement leurs noyaux déjà notablement atrophiés et d'une couleur obscure, se présentent avec un contour bien marqué et avec le protoplasma d'une clarté uniforme et toute particulière. Cet aspect des cellules, qui indique évidemment un degré de kératinisation plus avancé que celui qu'on observe dans la *zona granulosa*, se maintient, dans les couches sus-mentionnées, sur une extension déterminée, presque toujours égale dans les poils déjà développés. Quant à la signification de cette partie que l'on observe constamment dans les diverses couches de la gaine radiculaire interne, il me semble qu'elle doit être considérée comme correspondant entièrement au *stratum lucidum* de l'épiderme. J'ai été amené à cette conclusion, d'abord, parce que, au commencement de cette partie, aussi bien qu'au commencement du *stratum lucidum*, la kératohyaline cesse tout à coup d'être évidente, et, ensuite, parce que l'aspect des cellules est très ressemblant dans les deux cas. Pour ce motif, la partie en question est désignée, dans le présent travail, sous la dénomination de ZONA LUCIDA DES DIVERSES COUCHES DE LA GAINE RADICULAIRE INTERNE.

Dans chacune des couches de la gaine radiculaire interne, les cellules qui se trouvent immédiatement au-dessus de celles de la *zona lucida*, sont constamment sujettes à des modifications spéciales de coloration. D'abord le protoplasma cellulaire prend, de dehors en dedans, une couleur vert clair, presque toujours égale dans tous les cas, tandis que le noyau, obscur au commencement, devient clair, de manière à rappeler l'aspect du protoplasma des cellules de la *zona lucida*. A cette couleur verte des cellules, laquelle se maintient ordinairement sur une étendue beaucoup plus courte que celle qui est occupée par la *zona lucida*, succède, en général, assez vite, une coloration très noire qui, procédant, elle aussi, peu à peu de dehors en dedans, finit par envahir les cellules dans leur totalité. Cette coloration noire, qui est identique dans les cellules de la couche cornée de l'épiderme, lorsque celui-ci est traité de la manière décrite dans ce travail, indique, selon toute probabilité, la kératinisation complète, tandis que la coloration verte, dont nous avons parlé plus haut, ne représente évidemment qu'une phase intermédiaire entre la kératinisation arrivée à son dernier stade et celle que l'on observe dans les cellules de la *zona lucida*. C'est pourquoi ces deux parties diversement colorées de chaque couche de la gaine radiculaire interne, ont été nommées, par moi, ZONA VIRIDIS et ZONA NIGRA DE LA KÉRATINISATION.

Dans toute l'étendue de la gaine radiculaire interne qui entoure immédiatement la portion radiculaire de la tige du poil, les zones de la kératinisation noire des diverses couches se confondent pour former une couche unique. J'ai désigné cette couche sous le nom de PORTION KÉRATINISÉE DE LA GAINE RADICULAIRE INTERNE.

De ce que je viens d'exposer, il résulte qu'il y a une grande analogie entre la manière dont se comporte la kératinisation dans l'épiderme et la manière dont elle se comporte dans les couches de la gaine radiculaire interne. Le seul fait qui s'oppose à la ressemblance complète dans le mode dont ces deux parties se kératinisent, consiste en ce que, jusqu'à présent, il ne m'a pas été donné d'observer, dans l'épiderme, la *zona viridis* qu'on trouve dans la gaine radiculaire interne. Mais le *stratum lucidum* de l'épiderme étant beaucoup moins haut que la *zona lucida* des couches de la gaine radiculaire interne, il serait possible que la *zona viridis*, dans la première de ces parties, fût aussi, proportionnellement, beaucoup plus mince que dans la seconde, et que, justement pour cela, elle échappât aux moyens ordinaires d'observation.

Maintenant, passant au poil, j'ai remarqué qu'il se comporte, en plusieurs points, comme la gaine radiculaire interne relativement à la kératinisation. Dans le poil, abstraction faite de la moelle, on n'observe de kératohyaline en aucun point, comme cela a déjà été remarqué par d'autres auteurs. Mais malgré cela, dans une partie déterminée de son collet, correspondant à peu près au point où la portion la plus large de celui-ci perd, en se resserrant notablement, sa forme évidemment conique, pour en prendre une qui se rapproche de la cylindrique, ses cellules se présentent sous un aspect qui rappelle grandement celui qu'on observe dans les cellules de la *zona lucida* des différentes couches de la gaine radiculaire interne. Ici, en effet, les cellules les plus externes du poil, aussi bien que celles de la *zona lucida*, se présentent, sur l'épaisseur de plusieurs couches, avec un contour très nettement marqué et un aspect bien clair. Cette dernière particularité ressort d'autant plus que, dans le point en question, les cellules, à l'intérieur du poil, dans une zone régulièrement et plutôt brusquement délimitée, présentent une coloration un peu obscure. Vers le haut, l'apparence claire des cellules les plus externes du poil cesse presque tout à coup, et, par conséquent, il y a une limite bien définie. Vers le bas, au contraire, cette limite ne peut être bien déterminée, l'apparence en question se perdant seulement peu à peu. De même, la distinction entre les cellules externes claires et les cellules internes semi-obscures du poil, disparaît insensiblement de haut en bas. Une apparence claire, égale à celle que nous avons décrite plus haut dans les cellules les plus externes du poil, peut aussi se rencontrer dans la cuticule du poil; mais, là, elle a son siège un peu plus en haut. Il m'a semblé convenable de désigner la partie, sur l'étendue de laquelle on observe ledit aspect clair des cellules, sous les noms de ZONA LUCIDA DU POIL et de ZONA LUCIDA DE LA CUTICULE DU POIL.

La coloration obscure observée dans les cellules, à l'intérieur du poil, en correspondance de la limite supérieure de la *zona lucida*, s'étend, au-dessus de celle-ci, à toutes les cellules de la portion restante du collet du poil, tant à celles qui appartiennent exclusivement au poil lui-même, qu'à celles qui appartiennent à sa cuticule. En outre, dans cette partie, spécialement à l'intérieur du poil, on ne distingue plus, çà et là, que le seul noyau des cellules, déjà notablement atrophié. Toute la partie du collet du poil, qui présente cet aspect, je l'ai désignée sous le nom de ZONA FUSCA DU POIL et ZONA FUSCA DE LA CUTICULE DU POIL.

A l'extrémité du collet du poil, c'est-à-dire un peu avant que le collet subisse son plus grand rétrécissement, les cellules propres du poil lui-même, surtout les plus externes, prennent, ici encore, sur une courte étendue, une coloration identique à celle que l'on observe dans les cellules de la *zona viridis* des couches de la gaine radiculaire interne; et ainsi se trouve constituée la ZONA VIRIDIS DE LA KÉRATINISATION DU POIL. Quant aux cellules de la cuticule du poil, je n'y ai pas observé la coloration caractéristique de cette zone.

A la couleur verte indiquée, succède ensuite, vers le haut, une coloration très noire et uniforme des cellules propres du poil; ce qui démontre que celles-ci, aussi bien que les cellules de la gaine radiculaire interne sont sujettes à la kératinisation (*zona nigra* du poil).

Par rapport à cette dernière zone, il faut remarquer un fait assez important. A l'aide d'observations répétées, faites non seulement sur les poils du cuir chevelu, mais aussi sur ceux d'autres parties du corps, j'ai pu m'assurer que le collet pileux, qui, en coupes transversales, présente une forme plus ou moins régulièrement ronde, perd cette forme au niveau de la zone de la kératinisation noire, pour prendre la forme ovale, triangulaire, ou autrement irrégulière, particulière à la tige. Pour ce motif il ne m'a pas semblé hors de propos de désigner cette partie simplement kératinisée, sous le nom de ZONA PLASMATRIX DE LA TIGE PILAIRE.

Ce que je viens d'exposer, démontre clairement l'analogie entre le mode de kératinisation du poil et celui de la gaine radiculaire interne. En substance, la seule différence consisterait dans les deux circonstances suivantes : d'abord, la *zona lucida*, dans le poil, n'est pas précédée de la *zona granulosa*, comme dans la gaine radiculaire interne; ensuite, dans le poil, entre la *zona lucida* et la *zona viridis*, il y a une zone intermédiaire de kératinisation (*zona fusca*) dont il n'existe pas de trace dans la gaine radiculaire interne.

Toutefois, s'il est permis de croire que les cellules de la gaine radiculaire interne, aussi bien que celles du poil, au niveau des zones noires correspondantes, soient arrivées à un degré de kératinisation identique, cependant les cellules du poil, dans la tige, sont destinées à subir des modifications ultérieures. En effet, à la partie inférieure de la tige pileuse, immédiatement au-dessus de la *zona nigra*, le protoplasma des cellules du poil devient peu à peu plus clair et prend, en même temps, une coloration nette d'un rouge violet. On observe aussi, dans la cuticule du poil, une coloration analogue. En outre, dans le poil, ainsi que dans sa cuticule, le protoplasma perd peu à peu, vers le haut, cette coloration et prend celle d'un jaune clair, uniforme, caractéristique de la substance corticale complètement formée. J'ai donné le nom de ZONA PRAECORTICALIS à cette partie du poil et de la cuticule respective, sur l'extension de laquelle a lieu la dite coloration rouge violet. D'après les résultats de l'observation, la corticalisation se fait plus vite dans le protoplasma cellulaire que dans le noyau. En effet, le protoplasma des cellules du poil commence à se colorer en rouge violet, tandis que le noyau apparaît encore complètement obscur ; et plus tard, quand la première de ces colorations s'est étendue au noyau, le protoplasma se présente déjà avec un aspect jaune clair.

Les diverses zones de kératinisation décrites jusqu'à présent, indiquant, selon toute probabilité, autant d'états spéciaux des cellules dans lesquelles elles se présentent, peuvent être considérées comme divers stades ou degrés de la kératinisation. On peut dire la même chose de la *zona praecorticalis* qui, très probablement, ne représente qu'un état de corticalisation incomplète.

Tout ce que j'ai exposé jusqu'ici, relativement à la kératinisation du poil et de la gaine radiculaire interne, n'a pas encore été décrit ou ne l'a été que d'une manière incomplète. C'est ainsi que l'existence d'une *zona lucida*, dans chacune des couches de la gaine radiculaire interne, trouve, pour la première fois, dans ces recherches, la délimitation qui lui convient. Elle avait déjà été entrevue par M. Waldeyer (1), mais d'une manière vague, et elle avait été réunie par lui avec tout ce qui se trouve au-dessus de la partie de la gaine occupée par la kératohyaline. Quant à la *zona lucida* du poil et de sa cuticule, je n'ai trouvé aucun auteur qui en parle.

De même, la description des diverses zones différemment colorées, qui existent, tant dans le poil que dans la gaine radiculaire interne, au-dessus de la *zona lucida*, n'avait pas encore été faite, quoique des recherches sur la coloration de ces parties eussent été entreprises par plusieurs auteurs.

Parmi ceux-ci, il faut nommer tout d'abord M. Unna qui, comme on le sait, réussit à colorer la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne avec l'iode-méthyle-aniline et avec l'iode violet.

Puis Flemming, après avoir réussi, avec les méthodes qui lui ont servi pour l'étude de la karyokinèse, à colorer, en rouge clair, la partie kératinisée de la gaine radiculaire interne, trouva que, avec le vert d'iode, les noyaux cellulaires se présentent colorés en violet, tandis que le poil se colore en jaune, sa cuticule, en jaune clair, et la couche de Henle ainsi que la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne, en beau vert. Dans des préparations fixées au moyen du bichromate de potasse, sur lesquelles avait été pratiquée la double coloration avec le carmin picrique et avec l'hématoxyline, le même auteur parvient aussi à colorer en un brillant bleu clair la gaine radiculaire interne.

Enfin Reinke (2), qui a continué ces recherches en employant, dans la méthode de Flemming, la coloration avec la safranine et le violet de méthyle, constata : Que la matrice du poil reste décolorée, tandis que les cellules de la substance corticale du poil " nachdem sie schon einige Zeit vollständige spindelform angenommen haben „ commencent à se colorer, et que cette coloration disparaît ensuite " etwas über der Höhe der beginnenden Verhornung der Huxley'schen schicht „; que la substance propre de la tige du poil reste complètement décolorée; que le corps des cellules n'est pas entièrement coloré, mais seulement les fibrilles contenues dans les cellules, tandis que la substance intermédiaire reste décolorée; que la moelle commence à se colorer aussitôt que la kératohyaline disparaît en elle, et qu'elle se conserve colorée dans tout le reste du poil; enfin que, dans la gaine radiculaire interne, les cellules se colorent avec intensité à leur intérieur, tandis qu'elles présentent, à l'extérieur, une zone de substance décolorée. Reinke croit que la partie colorable susdite indique une phase de transition entre les cellules non encore kératinisées et celles qui le sont complètement; et voilà pourquoi il la nomme " *Prokeratin* „.

---

(1) WALDEYER. — *Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn* (*Henle's Festgabe*, 1882, p. 159).

(2) REINCKE. — *Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut* (*Archiv. für Mikeroskopische Anatomie*, 1887, p. 199).

Dans tout ce qui a été écrit par les auteurs cités, on chercherait donc en vain la démonstration de la *zona fusca*, de la *zona viridis* et de la *zona nigra* de kératinisation, ainsi que de la *zona praecorticalis* qui ont été mises ici en évidence.

I

Altération des follicules au moment de l'épilation.

(Planche XXI.)

Les altérations qui se produisent dans les follicules au moment de l'épilation, ont été étudiées par moi dans trois lambeaux de cuir chevelu.

Quoique l'épilation y eût été exécutée par une personne habile et avec le plus grand soin, toutefois, à l'examen, je trouvai, conformément aux observations de Stroganow sur le chien, que, *dans un bon nombre de follicules, la racine du poil est encore inaltérée, du moins en très grande partie.* Cela signifie, évidemment, que les poils en question furent tronqués au moment de l'épilation. Dans les autres follicules, au contraire, *la plus grande partie de la racine du poil manque ou est déplacée.* C'est seulement de ces derniers follicules, dont l'épilation est bien réussie, que je dois m'occuper dans ce travail.

Je considérerai avant tout les altérations que l'arrachement du poil a produites dans sa matrice et dans celle de sa gaine radiculaire interne. Comme je l'ai démontré dans mon travail cité plus haut, et qui traite du développement du poil, ces matrices s'étendent du fond du follicule au sommet de la papille.

Dans la matrice du poil et de la gaine radiculaire interne, on trouve une solution de continuité à contour plus ou moins irrégulier; cette solution a une extension différente dans chaque cas. Lorsqu'elle atteint son plus grand développement, elle comprend une grande partie de la matrice du poil et de la gaine radiculaire interne, se montrant ordinairement plus étendue d'un côté que de l'autre, et mettant à découvert une partie plus au moins grande de la papille (fig. 3). Rarement cette solution de continuité se trouve tout autour de la partie la plus externe de la matrice, et, naturellement, dans ce cas, il reste toujours un nombre plus ou moins grand de cellules autour de la papille. La solution de continuité présente constamment sa plus grande étendue à la hauteur du sommet de la papille, puis, se rétrécissant, elle s'abaisse plus ou moins jusqu'à arriver, assez souvent, à peu de distance du fond du follicule (fig. 2).

De ces cas, indiquant le *maximum* de la lésion, on passe graduellement à d'autres, relativement beaucoup moins fréquents, qui représentent le *minimum* de la lésion, et dans lesquels la solution de continuité occupe seulement un espace très restreint à la partie supérieure de la matrice (fig. 6).

A la partie supérieure de la matrice du poil et de la matrice de la gaine radiculaire interne correspondante, on observe que la perte de substance, dont nous avons parlé plus haut, se fait, en général, un peu plus au détriment de la première de ces matrices que de la seconde. Dans les cas où la matrice de la gaine radiculaire interne est conservée sur une bonne partie de son extension, on la trouve assez souvent renversée vers l'intérieur de la cavité produite par l'arrachement de la racine du poil (fig. 3).

L'apparence des cellules de la matrice du poil et de la matrice de la gaine radiculaire interne restées en place, varie suivant que les cellules sont ou ne sont pas désunies. Dans le premier cas, les cellules, outre qu'elles ont leur contour altéré, apparaissent si vivement et si uniformément colorées qu'elles ne laissent plus voir leur noyau. Dans le second cas, au contraire, les cellules restées en place sont absolument normales, tant dans leur aspect que dans leur disposition. On y observe aussi beaucoup de noyaux en karyokinèse, à tel point qu'on a l'impression que, relativement à l'extension de la matrice restée en place, ils sont en nombre normal, ou à peu près ; et dans cette appréciation je me reporte, comme terme de comparaison, à ce que j'ai établi dans mon travail déjà cité.

Les cavités qui existent dans la matrice ne se trouvent que rarement tout à fait vides; mais, d'ordinaire, elles contiennent, çà et là des amas de granulations d'albumine, des cellules épithéliales détachées et des granulations pigmentaires formant des accumulations irrégulières et plus ou moins étendues.

Passant maintenant aux altérations qui existent *dans la partie folliculaire située au-dessus de la matrice du poil*, il faut d'abord remarquer que la *gaine radiculaire interne tantôt se trouve, pour la plus grande partie, encore en place, et tantôt manque complètement* et que, d'après ce que j'ai eu l'occasion d'observer, le premier cas est beaucoup plus fréquent que le second.

Ceci établi, je dirai que ce que l'on rencontre dans l'intérieur du follicule est très différent dans les deux cas.

Dans les follicules, à l'intérieur desquels il y a encore la gaine radiculaire interne, le plus souvent, dans la portion mentionnée plus haut, *on ne trouve plus en place que quelques fragments de la partie inférieure du collet du poil.* Dans ce cas, il s'agit de portions plus ou moins étendues de la cuticule du poil, à l'intérieur desquelles adhèrent, sur quelques points, une, et plus rarement, deux couches des cellules les plus externes du poil.

Quant à la gaine radiculaire interne, restée en place, j'examinerai d'abord, par rapport à son état, la portion qui correspond au collet du poil, et, ensuite, la portion kératinisée.

La première de ces portions de la gaine radiculaire interne, vue en coupe longitudinale, apparaît *un peu réduite et avec des contours sinueux* (fig. 1^{A}). Vue en coupe transversale, son aspect varie selon qu'on l'examine au niveau, à peu près, de son quart inférieur, ou dans le reste de son étendue. Au niveau de son quart inférieur, la gaine radiculaire interne, analoguement à ce qui a été observé dans sa matrice, se trouve assez souvent *repliée sur une extension plus ou moins considérable vers l'intérieur de la cavité* (fig. 4); quelquefois, sur un ou plusieurs points, on observe des *fentes* en diverses directions, comprenant tantôt toutes les couches de la gaine radiculaire interne, et la cuticule même du poil, là où elle existe, tantôt seulement une partie des dites couches. Dans le reste de son étendue, au contraire, cette portion de la gaine radiculaire interne présente un contour régulier, et des trois couches, dont elle est composée, la cuticule seule est altérée. Celle-ci, outre qu'elle est *rompue et détachée, paraît aussi faire plus ou moins défaut çà et là.* Sur quelques points, à cause de la superposition de lambeaux détachés, ou à cause de son repliement sur elle-même, on observe que la gaine en question est disposée en deux, et quelquefois même, en trois couches.

Dans la partie de la gaine radiculaire interne, correspondant au collet du poil, la cavité produite par l'arrachement de celuici, apparaît *vide dans sa plus grande partie.* On trouve seulement, accumulées çà et là, en quantité plus ou moins grande, des cellules du poil, appartenant soit à la matrice, soit à la partie qui se trouve au-dessus de celle-ci, et, parmi elles, des granulations d'albumine en forme d'amas irréguliers ou de filaments.

Les cellules de la matrice du poil, lesquelles, d'ordinaire, ne se trouvent que sur une petite étendue, immédiatement audessus du sommet de la papille, se reconnaissent surtout par la circonstance qu'elles présentent des noyaux en mitose. Dans quelques follicules on peut aussi trouver au milieu de la cavité, immédiatement au-dessus de la papille, des portions de la cuticule du poil repliées sur elles-mêmes, de manière que quelques couches des cellules pileuses, qui y sont restées adhérentes, contrairement à ce que nous avons vu plus haut, apparaissent, non à l'intérieur, mais à l'extérieur de la cuticule en question. Évidemment cet aspect signifie que la cuticule du poil, dans ces endroits, au moment de l'arrachement du poil, a subi un renversement.

Parlons maintenant de la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne. Relativement à la structure, elle ne montre pas d'altérations dignes de remarque. Mais, contrairement à ce que l'on voit dans la portion décrite ci-dessus, on trouve celle-ci, de sa limite inférieure en allant vers le haut, sur une plus ou moins grande étendue, *remplie complètement par des éléments appartenant, pour la plupart, au collet du poil* (fig. 1^A, 1^B). Mais arrêtons-nous plus particulièrement sur ce point.

Dans la portion inférieure de cette espèce de tampon, on reconnaît assez distinctement les cellules pigmentées de la partie inférieure du collet du poil ; elles paraissent assez fréquemment plus ou moins rapetissées, déformées et comme écrasées les unes sur les autres. Mais il semble qu'on peut aussi trouver, mêlées à ces cellules, des cellules de la matrice du poil même. Au moins j'ai été porté à croire cela par des observations faites sur une femme qui avait des cheveux très longs et assez gros. Dans un lambeau de cuir chevelu pris sur cette femme, seize heures après l'épilation, il existait, en bas de la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne, outre les cellules pigmentées du collet du poil, des cellules sans pigment, lesquelles, soit à cause de leur forme, soit parce qu'elles n'apparaissaient pas kératinisées, pouvaient être considérées comme appartenant à la partie inférieure de la matrice du poil. Dans ce cas, les cellules pigmentées et les cellules non pigmentées présentaient, dans beaucoup de follicules, une disposition presque égale et si spéciale qu'elle mérite d'être signalée ici. A la partie inférieure, les cellules de la première espèce étaient disposées au milieu de celles de la seconde, de manière à former une figure qui rappelait, de loin, celle d'un bouquet (pl. XXII, fig. 2). Quelques coupes plus haut, les cellules pigmentées perdaient cette disposition, pour prendre celle d'une étoile; et, encore plus haut, de quelques autres coupes, les cellules pigmentées se présentaient seulement à la périphérie, tandis qu'au centre, contrairement à ce qu'on a vu auparavant, on ne trouvait que des cellules non pigmentées. Puis bientôt, cette différence disparaissait, et dans le reste de la dite portion du collet du poil on ne rencontrait plus que des cellules avec pigment, comme dans les cas ordinaires.

La partie restante du tampon est formée de fragments des zones *fusca*, *viridis* et *nigra* de la kératinisation du poil, disposés de la manière la plus variée. A ces fragments s'ajoutent presque constamment des *laciniures*, de grosseur à peu près uniforme, parfois tordues sur elles-mêmes, qui présentent, sur quelques points, la coloration rouge violet de la *zona præcorticalis* et, sur d'autres, au contraire, la coloration uniformément jaune clair, caractéristique de la substance corticale privée de granulations pigmentaires. Ces laciniures ne se rencontrent pas seulement au niveau des fragments ici mentionnés, mais aussi, parfois, immédiatement au-dessus de ces fragments, où elles occupent ordinairement la plus grande partie de la cavité. Elles se trouvent entortillées de la manière la plus variée, formant, çà et là, des pelotons embrouillés plus ou moins volumineux, et il n'est pas rare de voir les plus gros élargir la portion correspondante de la gaine radiculaire interne (pl. XXI, fig. 1^B).

Quelle est la signification de ces laciniures ? Ont-elles un rapport avec l'épilation ? Evidemment, elles sont fournies par la cuticule du poil et proviennent, très probablement, de ce que les cellules de celles-ci se renversent à l'extérieur. Mais comme ces laciniures, même en conditions normales, comme j'ai eu quelquefois l'occasion de l'observer, entourent la portion radiculaire de la tige du poil, il est impossible d'établir d'une manière absolue, si, dans notre cas, elles se sont produites au moment de l'épilation, ou si elles étaient déjà formées autour du poil.

La disposition que présentent, du bas vers le haut, dans le tampon en question, les cellules pigmentées du collet du poil et les fragments des zones *fusca* et *viridis*, rappelle, dans l'ensemble, celle que montrent les mêmes parties dans le poil encore en place. C'est pourquoi elles représentent évidemment *une portion entière du collet du poil*, transportée, au moment de l'épilation, dans la partie de la gaine radiculaire interne mentionnée ci-dessus.

Au-dessus de cette portion, sur l'étendue de laquelle elle reste obturée, la cavité produite par l'extirpation du poil, contient, çà et là, des fragments de substance kératinisée, quelque peu de pigment, et, surtout dans le voisinage de l'orifice des glandes sébacées, quelques amas de graisse.

Parlons maintenant des follicules, à l'intérieur desquels on ne rencontre plus la gaine radiculaire interne.

Incidemment, je ferai remarquer que, dans la plupart de ces follicules, la lumière est, ou bien encore étroite, ou bien très large; mais dans ce dernier cas, la couche anhiste est plus ou moins épaissie à leur partie inférieure. Evidemment, on a affaire, ici, à des follicules qui n'ont pas encore atteint leur développement complet, ou qui sont déjà près de leur vieillesse. Ces conditions, dans lesquelles se trouvent les follicules, sont-elles de nature à favoriser l'extraction de la gaine radiculaire interne en même temps que celle du poil? C'est ce que des recherches plus étendues que celles-ci pourront seules nous faire connaître.

Quoi qu'il en soit, dans les follicules de cette espèce, contrairement à ce qui a lieu dans ceux de l'espèce sus-mentionnée, la cavité produite au-dessus de la papille, par l'arrachement du poil, *ne se trouve en aucun point conplètement bouchée.* Çà et là, seulement, on rencontre, dans sa moitié inférieure, de petits amas soit de cellules de la gaine radiculaire interne encore incomplètement kératinisées, soit de granulations d'albumine, et, dans sa moitié supérieure, des fragments de la portion kératinisée de la même gaine et des amas peu étendus de graisse.

Quant à la gaine épithéliale externe, on ne la rencontre pas toujours dans les mêmes conditions. Quelquefois elle se trouve *presque entière*, et cela arrive, le plus souvent, dans les follicules où la lésion de la matrice du poil est peu étendue et où la gaine radiculaire interne reste encore en place dans la plus grande partie de son extension. D'autres fois, au contraire, alors que la matrice du poil présente une altération beaucoup plus notable, du côté où elle prédomine la gaine radiculaire interne correspondante montre aussi des *pertes et des déplacements de substance plus ou moins considérables*, suivant les différents cas (fig. 3). Ces altérations s'observent assez souvent sur une certaine étendue au-dessus de la matrice (fig. 4).

La partie restante de la gaine radiculaire externe ne présente d'altérations que dans un certain nombre de follicules. Dans ce cas, sur une certaine étendue, ordinairement limitée, cette gaine se rencontre quelquefois simplement détachée, soit de la paroi folliculaire, soit de la couche de Henle; d'autres fois, au contraire, elle manque en partie, ou en totalité. En des cas très rares, les fragments de la gaine radiculaire externe, tombés un peu au-dessous du point d'où ils se sont détachés, se trouvent introduits entre la paroi folliculaire et la gaine en question (pl. XXII, fig. 4). Les cavités produites par ces altérations contiennent, épars çà et là, des amas diversement étendus de granulations d'albumine et de cellules épithéliales.

Dans quelques follicules, la papille n'est pas visiblement altérée. Dans quelques autres, au contraire, elle se présente *un peu plus courte qu'à l'état normal, et a sa plus grande largeur plutôt à la base que vers le milieu de son corps* (pl. XXI, fig. 1^A), ce qui signifie évidemment qu'elle s'est affaissée. Assez fréquemment, on peut observer, dans la papille, particulièrement à sa partie supérieure et autour de ses vaisseaux, un *petit amas de globules rouges*.

Par rapport à sa structure, le follicule ne montre pas de modifications qui méritent d'être mentionnées. Toutefois, on le rencontre quelquefois *un peu et inégalement resserré* sur une hauteur correspondant à peu près à celle du collet du poil (fig. 1^A).

Ce qui se passe dans le follicule au moment de l'épilation, peut se résumer ainsi :

1° Le poil se détache au niveau de sa matrice, en déplaçant une bonne partie des cellules de celle-ci. Ce détachement a lieu, d'ordinaire, d'un côté seulement et très rarement tout autour de la matrice ;

2° La portion de la racine du poil, détachée de sa matrice, est parfois exportée presque entièrement hors du follicule, d'autres fois en partie seulement. Le premier de ces deux cas se produit quand la gaine radiculaire interne est extraite du follicule en même temps que la racine du poil ; au contraire, le second cas a lieu quand cette gaine reste en place. Dans ce dernier cas, en effet, la partie la plus grosse de la racine du poil, encore imparfaitement transformée en substance corticale, se trouve en grande partie arrêtée dans la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne ;

3° La gaine radiculaire externe reste inaltérée ; tout au plus, quelques portions limitées et insignifiantes en sont enlevées, conjointement avec le poil.

4° Lorsque la gaine radiculaire interne reste en place, elle se réduit un peu dans sa partie qui est en rapport avec le collet du poil. Parfois, la paroi du follicule, dans la partie qui se trouve à peu près au même niveau, se comporte de la même manière. La papille aussi s'affaisse quelquefois.

Evidemment ces observations sur les effets immédiats de l'épilation, faites directement sur le cuir chevelu de l'homme, constatent quelques faits qui ne pouvaient être connus par le simple examen du poil arraché, le seul pratiqué jusqu'à présent. Il faut encore remarquer qu'il ne résulte pas de ces observations, qu'il y ait, à l'intérieur du follicule, immédiatement après l'épilation, du pigment libre en telle quantité qu'on puisse croire que le bulbe du poil s'en serait dépouillé à son passage à travers la paroi folliculaire (Wertheim). Il n'en résulte pas non plus que, en conditions normales, la gaine radiculaire externe puisse être entièrement arrachée avec le poil (Kölliker), ou que les deux gaines radiculaires soient extraites d'ordinaire avec le poil, tandis qu'il ne resterait, à l'intérieur du follicule, que quelques fragments de la gaine radiculaire externe (Waldeyer).

II

Altérations régressives des follicules successives à l'épilation.

Afin d'observer les modifications auxquelles sont sujets les follicules après l'épilation, j'ai enlevé plusieurs lambeaux de cuir chevelu à diverses époques après l'épilation, c'est-à-dire après 1, 9, 16, 23 heures et après 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 10, 12, 16, 20, 24, 32, 41, 48, 53 jours.

Me reportant exclusivement aux follicules à l'intérieur desquels était restée la gaine radiculaire interne, voici ce que j'ai pu trouver à l'examen des lambeaux de cuir en question :

Dans le cuir chevelu excisé *une heure* après l'épilation, on trouve que l'*état des follicules est à peu près comme celui que l'on observe immédiatement après l'épilation*, et ce n'est qu'au bout de *neuf heures* que l'on commence à remarquer quelque changement à l'intérieur des follicules. En effet, on observe, alors que la gaine radiculaire interne de quelques rares follicules se montre, dans la partie qui correspond au collet du poil, plus contractée qu'elle ne l'est aussitôt après l'épilation ; de sorte que, assez souvent, *on ne trouve plus trace de cavité sur quelques points, spécialement vers le haut* (pl. XXI, fig. 7). Les cellules des diverses couches de la gaine apparaissent pressées les unes sur les autres et, assez souvent aussi, renversées, vers l'intérieur, de la manière la plus variée. En outre, la gaine en question, vue en coupe transversale, présente un contour d'une forme plus ou moins irrégulière, qui devient quelquefois presque triangulaire.

Seize heures après l'épilation, on commence à observer, dans presque tous les follicules, que *les noyaux en karyokinèse sont notablement diminués en nombre* dans la portion de la matrice du poil et de celle de la gaine radiculaire interne, restée en place. D'après la comparaison et les calculs que j'ai faits pour préciser cette diminution, proportionnellement à la partie de la matrice restée en place, les mitoses auraient diminué, relativement à leur nombre normal, d'un tiers, ou de la moitié environ. La karyokinèse s'observe non seulement dans les cellules de la matrice du poil restée en place, mais aussi dans les cellules de la matrice même, qui ont été portées, au moment de l'épilation, au-dessus de la papille où elles sont restées (pl. XXII, fig. 1). De plus, entre les cellules de la matrice du poil et de la gaine interne restées en place, on commence déjà, après ce temps, à remarquer une certaine *désunion* qui, contrairement à ce que l'on observe en conditions normales, fait apparaître très distinctement le contour de leur protoplasma (pl. XXI, fig. 8). Cette désunion s'étend ensuite sur une certaine hauteur au-dessus du sommet de la papille, aux cellules de la couche de Huxley et des cuticules. Ces cellules, après avoir perdu leur disposition caractéristique, présentent toutes un aspect presque uniforme, de manière que l'on ne réussit plus à les différencier les unes des autres (pl. XXII, fig. 1). Après ce temps, dans la plus grande partie des follicules, la gaine radiculaire interne conserve, sur l'extension de la portion kératinisée, sa forme normale, et ce n'est que rarement que, sur quelques points, elle se montre modifiée, présentant, en coupe transversale, une forme plus ou moins *aplatie* (pl. XXII, fig. 3), *triangulaire ou diversement irrégulière* (pl. XXII, fig. 6).

En général, on peut dire que l'on rencontre aussi, dans le cuir excisé *un jour* après l'épilation, des conditions analogues à celles que l'on observe seize heures après l'épilation. Toutefois, il faut ajouter que, après ce temps, dans la moitié supérieure, environ, de la portion de gaine radiculaire interne, correspondant au collet du poil, la désunion entre les cellules prend, dans quelques follicules, un aspect un peu différent de celui que l'on a observé jusqu'à présent. Ici, en effet, *les cellules de la couche de Henle sont intercalées en manière de coins entre les cellules de la couche de Huxley,* de façon qu'il en résulte une figure assez caractéristique (pl. XXII, fig. 4). Très probablement, cela dépend de ce que les cellules de la couche de Henle, de la position presque verticale qu'elles conservent encore immédiatement après l'épilation, passent, en se renversant vers l'intérieur, à une position qui se rapproche plus ou moins de l'horizontale.

Dans les follicules de la peau excisée *deux jours* après l'épilation, sont surtout remarquables les modifications que l'on rencontre dans les cellules de la racine du poil restées à l'intérieur de la gaine radiculaire interne. Elles apparaissent déjà plus ou moins *dégénérées*, et, sur quelques points, leur protoplasma se présente comme fondu en une seule masse. Les granulations pigmentaires, *complètement séparées des cellules qui les contenaient*, forment, çà et là, des amas plus ou moins étendus (pl. XXII, fig. 5, 6). Dans les cellules non encore kératinisées, restées immédiatement au-dessus de la papille, ces granulations pigmentaires, contrairement à ce que l'on observe à l'état normal, apparaissent, parfois, réunies presque exclusivement à l'intérieur des noyaux. Les cellules dont il est encore resté une trace plus ou moins distincte, occupent déjà, après ce temps, à l'intérieur de la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne, une extension beaucoup plus petite que celle qu'on observe dans les follicules immédiatement après l'épilation. Cela porte évidemment à croire qu'une bonne partie des cellules en question est déjà *détruite*.

Trois jours après l'épilation, le rétrécissement de la partie inférieure du follicule est déjà notablement avancé, en comparaison de ce qui a été observé immédiatement après l'épilation, et il atteint son *maximum* un peu au-dessus du sommet de la papille (pl. XXII, fig. 7).

Là où ce rétrécissement, sur une certaine étendue, se conserve plus accentué, la couche anhiste folliculaire se présente épaissie d'une manière proportionnelle. Cet épaississement de la couche anhiste apparaît maintenant plus ou moins notable dans presque tous les follicules, tandis qu'il avait été, jusqu'alors, à peine visible dans quelques follicules seulement.

Après ce temps, on observe encore que la paroi du fond de quelques follicules est complètement appuyée, sur une hauteur peu considérable, contre la partie inférieure de la papille, de manière que, sur cette étendue, la cavité folliculaire disparaît tout à fait. Cette portion obturée du follicule qui, comme on le verra, est destinée à devenir, dans la suite, plus distincte et beaucoup plus étendue, est désignée, dans ce travail, sous le nom de PORTION ATRÉSIQUE DU FOLLICULE EN ATROPHIE.

La papille aussi se trouve modifiée. En effet, dans quelques follicules, on commence à observer, à sa partie inférieure, une zone périphérique d'un aspect presque uniforme et clair (pl. XXII, fig. 8), laquelle, à mesure qu'elle procède vers le haut, se réduit toujours davantage, et devient toujours moins distincte, jusqu'à ce qu'elle disparaisse à peu près vers le milieu de la hauteur de la papille. A cause de l'analogie qu'elle présente avec la couche anhiste folliculaire, cette zone sera désignée, dans le présent travail, sous le nom de COUCHE ANHISTE DE LA PAPILLE.

Dans la portion de matrice du poil et de la gaine radiculaire interne, restée au fond des follicules, les cellules en karyokinèse varient beaucoup en nombre. En effet, tandis que dans quelques follicules on n'en rencontre que 2 ou 3, dans quelques autres on en trouve presque autant que 16 heures après l'épilation. On peut conclure de là que, dans les cellules de la matrice du poil et de la gaine radiculaire interne restées en place, *l'activité prolifique ne diminue pas avec la même rapidité dans tous les follicules.*

Relativement à la gaine radiculaire interne, on trouve que, sur quelques points, la couche de Henle est formée *d'une double couche de cellules* au lieu d'une couche unique (pl. XXII, fig. 9). On peut expliquer ce fait en admettant que les cellules de la couche en question se soient superposées. Plus en haut, les cellules de Huxley, au niveau de la *zona lucida*, présentent, surtout vers l'intérieur et à leur contour, une *coloration noire*, indice de kératinisation complète, que je n'ai jamais observée en conditions normales (pl. XXII, fig. 10).

Quatre jours après l'épilation, dans presque tous les follicules, *on n'observe plus de trace des solutions de continuité produites par l'extraction du poil.* Dans le fond de ces follicules,

les cellules appartenant déjà à la matrice du poil et à celle de la gaine interne de la racine, présentent un aspect uniforme, et *on n'y rencontre plus de noyaux en mitose.* Les cellules de la gaine radiculaire interne, elles aussi, en correspondance de sa partie inférieure, se trouvent déjà *très ressemblantes, par leur aspect, à celles qui entourent la gaine radiculaire externe* (pl. XXII, fig. 11). Après ce temps, le rétrécissement de la partie inférieure du follicule devenant généralement plus visible, la couche anhiste y apparaît aussi plus épaissie.

Six et *huit* jours après l'épilation, les altérations, dans les follicules, sont arrivées à peu près au même degré. A cette époque *presque tous les follicules présentent leur fond un peu soulevé vers le haut.* Au-dessous de celui-ci, on commence aussi à apercevoir *des vaisseaux* dirigés vers le bas, où ils convergent d'une manière plus ou moins marquée (pl. XXIII, fig. 1). A la disposition de ces vaisseaux on peut facilement reconnaître que ce sont ceux qui, en conditions normales, existaient autour du fond du follicule; ils se trouvent maintenant au-dessous du fond du follicule parce que celui-ci s'est soulevé, tandis que les dits vaisseaux sont restés en place.

La portion atrésique du follicule (pl. XXIII, fig. 2) est un peu plus étendue vers le haut que trois jours après l'épilation.

Relativement à la cavité folliculaire, on trouve que, après ce temps, non seulement la portion inférieure des follicules a déjà subi un degré notable de rétrécissement et que, par conséquent, la paroi folliculaire y forme des plis déjà distincts, mais aussi que la partie supérieure des follicules mêmes commence à apparaître notablement rétrécie. Ainsi, tandis que, en bas et en haut, le rétrécissement du follicule va en progressant, dans une portion intermédiaire ce rétrécissement n'existe pas, ou il n'est que peu marqué. La partie du follicule où cette tendance à se rétrécir est moins marquée a été désignée, dans ce travail, sous la dénomination de PORTION DU FOLLICULE LA PLUS LENTE A S'ATROPHIER.

Dans les follicules pourvus de glandes sébacées, cette partie a pour limites, vers le haut, le fond des plus gros acini de ces glandes, et, vers le bas, l'insertion, dans la paroi folliculaire, des faisceaux musculaires de fibres lisses (*arrectores pilorum*). A une hauteur correspondant à peu près à ces limites, on trouve aussi cette partie dans les follicules qui ne sont pas pourvus de muscles érecteurs. Pourquoi le rétrécissement atrophique se fait-il moins sentir au niveau de la partie en question que dans le reste du follicule ? Pour ma part, je dois avouer que je n'ai pas encore trouvé une réponse satisfaisante à cette question.

Dans les follicules auxquels se distribuent des muscles érecteurs, l'élargissement de la portion la plus lente à s'atrophier se trouve manifestement plus accentuée du côté où a lieu l'insertion de ces muscles dans la paroi folliculaire. De plus, au-dessus de cette insertion, la paroi folliculaire forme une espèce de promontoire comparable, par son aspect, aux rides que l'on observe dans la portion rétrécie sous-jacente du follicule, mais d'un volume beaucoup plus considérable. De là résulte, immédiatement au-dessous des glandes sébacées, la formation d'une cavité assez profonde qui est désignée ici sous le nom de SINUS MUSCULAIRE DU FOLLICULE. Une trace de ce sinus avait été observée, par moi, non seulement après l'épilation, mais aussi — chose du reste déjà remarquée par d'autres observateurs — dans des follicules où le poil n'avait pas été détaché de sa matrice et qui, autant que je pouvais en juger, étaient tout à fait normaux.

L'épaisseur de la couche anhiste papillaire est plus marquée dans divers follicules. Cette couche qui, trois jours après l'épilation, se rencontrait seulement dans quelques follicules et était limitée à la moitié inférieure de la papille, se trouve, au bout de six et huit jours, avoir atteint, dans presque tous les follicules, le sommet de la papille. D'après ces circonstances, on est donc porté à croire que la couche anhiste papillaire s'étend du bas vers le haut.

La couche anhiste folliculaire ne se trouve pas seulement augmentée en épaisseur, proportionnellement à la progression du rétrécissement de la partie inférieure correspondante du follicule, mais elle présente aussi quelques modifications. Avant tout, elle apparaît formée de *deux couches*, dont l'externe, en contact immédiat avec la paroi folliculaire, se présente plus claire que l'interne (pl. XXIII, fig. 3). En outre, ces couches, dans un certain nombre de follicules, forment, vers l'intérieur, des plis qui sont spécialement marqués dans la partie inférieure de celui-ci. Cette apparence d'une double couche anhiste, est due, selon toute probabilité, au fait que les plis, formés par celle-ci, sont plus ou moins complètement compris dans la coupe.

Quant aux parties restées à l'intérieur des follicules il faut remarquer, avant tout, que, six ou huit jours après l'épilation, les mitoses commencent déjà, en général, à se trouver *un peu diminuées en nombre dans la gaine externe de la racine.* Parmi les cellules de cette gaine, on trouve, çà et là, de petits *fragments de substance kératinisée*, évidemment détachés de la gaine radiculaire interne. Celle-ci, dans les follicules où elle peut être suivie encore dans la plus grande partie de son extension, présente, en correspondance des points ne renfermant pas d'éléments de la racine du poil, un rétrécissement plus marqué et plus étendu que dans les cas précédents (pl. XXIII, fig. 4). La dite gaine interne, sur l'étendue de la portion kératinisée, offre, en coupe transversale, un contour, le plus souvent arrondi et, parfois, rappelant la forme d'une *étoile* (pl. XXIII, fig. 5). A cette même époque, c'est-à-dire après six ou huit jours, on observe aussi, çà et là, dans divers follicules, à l'intérieur de la portion non encore kératinisée de la gaine radiculaire interne, des granulations pigmentaires et des traces de cellules dégénérées. A cet égard, il est remarquable que, là où ces granulations pigmentaires et ces traces de cellules dégénérées forment des amas plus étendus, cette portion de la gaine radiculaire interne apparaît mieux conservée.

Douze, seize, vingt jours après l'épilation, les altérations folliculaires que je viens de décrire, deviennent, en général, toujours plus marquées, et, après *vingt-quatre* jours, on observe ce que je vais dire :

Dans presque tous les follicules leur fond s'est déjà notablement soulevé et leur portion atrésique est devenue sensiblement plus haute (pl. XXIII, fig. 10). Vers la partie supérieure de celle-ci, on reconnaît distinctement la couche anhiste folliculaire épaissie. La papille, soulevée jusqu'à la limite supérieure de la dite portion atrésique, se trouve reliée au fond du follicule par une espèce de cordon connectif contenant des vaisseaux. Ceux-ci sont probablement les mêmes qui, avant l'arrachement du poil, se distribuaient sur la papille.Ce cordon est désigné, dans le cours de ce travail, sous le nom de PÉDONCULE PAPILLAIRE.

Dans un grand nombre de follicules, la papille apparaît visiblement réduite de volume et montre les noyaux de ses cellules connectives plus serrés et aussi plus fortement colorés qu'à l'ordinaire (pl. XXIII, fig. 6).

Vingt-quatre jours après l'épilation, le rétrécissement de la cavité folliculaire est notablement avancé, autant en haut qu'en bas. Au niveau seulement de la portion la plus lente à s'atrophier, le follicule possède encore, sur une courte étendue, une largeur remarquable. De l'observation de cette partie du follicule ressortent quelques faits qu'il n'est pas hors de propos de signaler ici.

Dans les follicules où s'insèrent des muscles érecteurs, on trouve que la plus grande profondeur du *sinus* correspond, à peu près, au point d'insertion des muscles dans la paroi folliculaire. En outre, dans les coupes transversales, on peut observer que, quand les faisceaux musculaires s'insèrent dans le follicule par un seul bout, le *sinus* se prolonge en se rétrécissant, presque en forme d'entonnoir, vers le point d'insertion. Quand, au contraire, les faisceaux musculaires s'insèrent dans le follicule par deux bouts, à une certaine distance l'un de l'autre, on observe un prolongement du *sinus* vers chacune de ces insertions. Tout cela prouve évidemment que *les muscles exercent un certain degré de tiraillement sur la paroi folliculaire* dans laquelle ils s'insèrent.

Quant au fait mentionné plus haut, savoir, que l'élargissement de la cavité folliculaire, correspondant à la portion la plus lente à s'atrophier, se trouve plus accentué du côté des muscles érecteurs, est-il dû exclusivement au tiraillement exercé par ceux-ci, ou bien d'autres circonstances concourent-elles à sa production ? C'est ce que je ne saurais décider.

Dans les follicules, beaucoup moins nombreux, qui ne possèdent pas de muscles érecteurs, l'élargissement de la cavité folliculaire, au niveau de la portion la plus lente à s'atrophier, offre un aspect notablement différent de celui que présentent les follicules auxquels se distribuent les muscles en question. En effet, dans les follicules privés de muscles, l'élargissement, au lieu d'être plus marqué d'un côté, se trouve plus ou moins régulièrement distribué tout autour du follicule. C'est pourquoi, dans les coupes longitudinales, il apparaît ordinairement sous la forme de *deux sinus*, assez marqués, situés à peu près à une égale hauteur, aux côtés du follicule. Mais ces sinus, le plus souvent inégaux en grandeur, n'atteignent pas d'ordinaire, la profondeur du sinus qui se trouve en rapport avec les muscles érecteurs, et, au lieu de se terminer en forme d'entonnoir, comme celui-ci, ils présentent un fond plus ou moins régulièrement concave. Quoi qu'il en soit, ces observations démontrent, conformément à ce qui avait déjà été vu par d'autres, que *dans les follicules en atrophie, à la hauteur à peu près du sinus musculaire, il peut se produire d'autres sinus, indépendamment des muscles érecteurs.*

Dans quelques follicules, la couche anhiste n'apparaît pas seulement formée d'une double couche comme je l'ai démontré plus haut, mais sur diverses coupes elle est composée de *4 couches* (pl. XXIII, fig. 7). Dans ce dernier cas, on observe assez souvent un certain nombre de cellules épithéliales insérées entre les couches.

Vingt-quatre jours après l'épilation on ne trouve plus, que dans un petit nombre de follicules, des fragments étendus de la gaine radiculaire interne. Dans ces cas, quand il s'agit de cellules de sa portion inférieure, celles-ci se distinguent à peine des cellules circonvoisines appartenant à la gaine radiculaire externe (pl. XXIII, fig. 8) ; et quand il s'agit de sa portion kératinisée, celle-ci apparaît très amincie, très réduite et très rétrécie (pl. XXIII, fig. 9 et 10). De plus, à l'intérieur de cette dernière portion de la gaine radiculaire interne, il n'y a plus aucune trace des cellules de la racine du poil, observées pendant les premiers jours qui suivent l'épilation, mais seulement quelques restes de pigment. Au contraire, il n'est pas rare que l'on aperçoive encore, çà et là, parmi les cellules épithéliales contenues dans le follicule, des fragments de substance kératinisée provenant de la destruction de la gaine radiculaire interne.

Après ce temps, les mitoses sont très diminuées en nombre à l'intérieur des follicules. Mais cette diminution varie beaucoup d'un follicule à l'autre : tandis que, dans quelques-uns, on compte jusqu'à *onze mitoses*, dans d'autres, *on n'en rencontre plus aucune.* Toutefois il faut constater que les follicules de cette dernière espèce sont peu nombreux.

Trente-deux jours après l'épilation, le nombre des follicules, à l'intérieur desquels on ne remarque plus de cellules en karyokinèse, est déjà notablement accru. *Les follicules contenant encore des cellules en karyokinèse sont*, au contraire, *peu nombreux*, et, dans chacun d'eux, il n'y a que *deux* ou *trois* de ces cellules. *Il n'y a plus de trace distincte de la gaine radiculaire interne*; on peut seulement remarquer parfois, çà et là, parmi les cellules épithéliales restées à l'intérieur du follicule, des fragments de substance kératinisée, provenant, selon toute probabilité, de la destruction de la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne (pl. XXIV, fig. 6).

La portion atrésique de la plupart des follicules est si étendue, vers le haut, qu'elle atteint à peu près la limite inférieure du derme. Le pédoncule papillaire est également allongé en proportion de l'extension plus grande de cette portion atrésique. Le tissu conjonctif de la partie inférieure de ce pédoncule apparaît, assez souvent, privé de noyaux et comme scléreux. Au-dessous et autour de la portion atrésique, les vaisseaux du follicule se conservent encore très nettement distincts (pl. XXIV, fig. 1, 2, 3). La papille est, généralement, un peu diminuée de volume.

Dans la portion du follicule qui est encore ouverte, le rétrécissement de la cavité folliculaire a aussi progressé en tous sens. La couche anhiste épaissie tend déjà, dans quelques follicules, à se rapprocher, comme aspect, du tissu conjonctif environnant, et, en outre, elle est parsemée, çà et là, de noyaux (pl. XXIV, fig. 4). Évidemment, il s'agit ici d'une pénétration dans la couche anhiste, soit des cellules connectives qui sont à l'extérieur, soit des cellules épithéliales qu'elle renferme. Après ce temps, les plis de la paroi folliculaire commencent à s'étendre au-dessus de la portion la plus lente à s'atrophier, où ils se montrent spécialement marqués au niveau de la partie inférieure des glandes sébacées les plus volumineuses, qui appartiennent au follicule (pl. XXIV, fig. 5).

Quarante et un, *quarante-huit* et *cinquante-trois jours* après l'épilation, on peut observer les faits suivants :

La portion atrésique du follicule ne paraît pas, en général, avoir continué à s'étendre beaucoup vers le haut, de sorte qu'elle se trouve encore, à peu près, à la limite inférieure du derme. On voit ainsi que c'est la partie du follicule enfoncée dans le tissu sous-cutané, qui est sujette à l'atrésie. Le rétrécissement de la portion ouverte devient toujours plus considérable. *Ce rétrécissement qui, assez souvent, est très inégal, atteint, sur quelques points, un degré très notable* (pl. XXIV, fig. 10, 12). Quant aux parties contenues dans la portion ouverte du follicule, il faut remarquer, avant tout, que les cellules conjonctives de la papille, ainsi que les cellules épithéliales circonvoisines, prennent aussi, dans divers follicules, une *coloration plus ou moins sombre* (pl. XXIV, fig. 9). En outre, les granulations pigmentaires, après s'être séparées des cellules de la racine du poil restées à l'intérieur du follicule, se trouvent assez souvent réunies en *amas plus ou moins volumineux*. J'ai trouvé, une fois, un de ces amas dans une espèce de diverticule formé par la paroi folliculaire, à peu près à la hauteur du sommet de la papille. Une autre fois, j'en ai rencontré un très volumineux dans la portion du follicule la plus lente à s'atrophier (pl. XXIV, fig. 11, 12). Ces amas ne se rencontrent pas seulement entre les cellules épithéliales contenues dans le follicule, mais quelquefois aussi, çà et là, au milieu de la couche anhiste épaissie (pl. XXIV, fig. 7). Dans ce cas, il s'agit probablement d'amas de pigment emprisonnés à l'intérieur des plis formés par la couche anhiste.

Pendant ces dernières modifications, les follicules se trouvent quelquefois dans la première phase de la régénération (*période prégerminale*). Les figures 7 et 8 de la planche XXIV, représentent précisément deux coupes transversales d'un de ces follicules, tandis que la fig. 12 de la même planche en représente un autre en coupe longitudinale.

Alors les principales altérations atrophiques qui se produisent dans les follicules après l'épilation, peuvent être considérées comme accomplies.

Quant à ces altérations, il ne me reste plus qu'à ajouter un mot relativement au temps qu'elles mettent à se produire.

En général, on remarque que l'atrophie folliculaire est d'autant plus avancée que le temps écoulé après l'épilation est plus considérable ; toutefois, dans chacun des lambeaux de cuir chevelu excisés à différents intervalles de temps, les altérations atrophiques ne se trouvent pas toujours au même degré dans tous les follicules ; mais, assez souvent, elles sont plus avancées dans quelques-uns et moins dans d'autres. Cette circonstance signifie évidemment que ces altérations atrophiques *ne procèdent pas toujours avec la même rapidité dans tous les follicules.*

On peut donc conclure qu'après l'arrachement du cheveu, le follicule, et ce qui reste au dedans, est sujet à une série d'altérations atrophiques, dont la succession ne se produit pas toujours régulièrement, et qui peuvent être résumées de la manière suivante :

1° La paroi folliculaire se rétrécit lentement du bas vers le haut, et la couche anhiste s'épaissit proportionnellement. Sur la portion du follicule enfoncée dans le tissu sous-cutané, il en résulte la disparition complète de la cavité folliculaire (portion atrésique du follicule en atrophie) ;

2° La papille diminue un peu de volume, tandis que la couche anhiste s'y développe (couche anhiste de la papille). Pendant que se produit l'atrésie de la portion de follicule ci-dessus indiqué, la papille est peu à peu poussée vers le haut, à peu près jusqu'à la limite inférieure du derme, et, en même temps, se forme, au-dessous d'elle, un pédoncule de tissu conjonctif contenant des vaisseaux (pédoncule papillaire);

3º Dans la partie intradermique du follicule, le rétrécissement avance plus vite en bas et en haut qu'au milieu; c'est pourquoi la cavité se maintient relativement plus large dans cette portion intermédiaire du follicule (portion la plus lente à s'atrophier). Dans les follicules où se distribuent des muscles érecteurs, cette portion plus large s'accentue surtout du côté de l'insertion de ceux-ci dans le follicule (*sinus* musculaire du follicule);

4º Quant au contenu du follicule, dans les cellules de la matrice du poil et de celle de la gaine radiculaire interne épargnées par l'épilation, la karyokinèse disparaît au bout de quelques jours. Plus tard, dans les cellules épithéliales restées à l'intérieur du follicule, les noyaux en karyokinèse diminuent également peu à peu, jusqu'à disparaître complètement, ou à être réduits à quelques-uns seulement;

5º Par suite d'une désunion plus ou moins rapide, subie par les cellules épithéliales contenues dans le follicule, toute trace du vide laissé par l'extraction de la racine du poil, disparaît tout d'abord; puis toute distinction entre les cellules de la gaine radiculaire externe et les cellules non kératinisées de la gaine radiculaire interne disparaît également, les unes et les autres finissant par prendre un aspect uniforme;

6º Les portions de la racine du poil et de sa gaine interne en voie de kératinisation, ou déjà kératinisées, restées dans le follicule, sont destinées à disparaître. Les granulations pigmentaires, détachées des cellules de la racine du poil, résistent plus longtemps et se réunissent, assez souvent, en amas plus ou moins considérables.

Ainsi, l'observation directe du cuir chevelu a mis en évidence toute une série de faits concernant les altérations régressives des follicules; ces faits, soit par rapport à l'homme, soit par rapport aux animaux, n'avaient pas encore été décrits en tant que suite de la perte artificielle des poils. Même en les comparant avec les connaissances que l'on avait sur les altérations qui se produisent dans les follicules après la chute naturelle des poils (mue, alopécie), quelques-uns des faits constatés apparaîtront comme tout à fait nouveaux. Je citerai entre autres : la démonstration de la manière dont se comporte la karyokinèse dans les cellules restées à l'intérieur du follicule après le détachement du poil; la démonstration de ce qu'il advient des diverses parties restées à l'intérieur du follicule après que ce détachement a eu lieu; la constatation du rapport qui existe entre le degré de rétrécissement du follicule et le degré d'épaississement de la couche anhiste folliculaire; la formation, dans la papille en atrophie, d'une couche anhiste épaissie, analogue à celle du follicule; l'existence de la couche anhiste du follicule dans la portion atrésique de celui-ci (1); la démonstration de l'existence, dans le follicule, d'une région plus lente à s'atrophier (2); la détermination approximative du temps que les diverses altérations mettent à se produire.

Enfin, je dois faire remarquer que, d'après les observations des différents auteurs et les miennes propres, les altérations qui se produisent dans les follicules, après la chute naturelle des poils, ressemblent beaucoup à celles qui ont été décrites ici comme consécutives à l'épilation. Cette ressemblance offre, selon moi, un double avantage. En premier lieu, tout ce qui a été exposé dans le cours du présent travail, pourra dorénavant servir de guide dans l'interprétation de ce que l'on aura occasion d'observer dans les follicules après la chute naturelle des poils. En second lieu, dans ce dernier cas, on aura une règle sûre pour déterminer approximativement, par des comparaisons opportunes, l'époque à laquelle remonte, dans chacun des follicules en examen, le détachement du poil ; ce qui, jusqu'à présent, n'avait pas été possible.

---

(1) Dans la mue des poils, cette espèce de cordon conjonctif, en lequel se transforme la portion atrésique du follicule, correspond, suivant toute probabilité, au prolongement en forme de tige (Haarstengel), observé par Wertheim, se trouvant au-dessous du fond du follicule. Dans la mue des poils, sa formation serait différente, suivant les différents auteurs. Selon Unna et Waldeyer, il serait uniquement formé par la couche externe du follicule, et selon Ebner et Kaposi, par la couche folliculaire externe et par la moyenne. Aucun de ces auteurs n'admet que la couche anhiste épaissie concoure à former le cordon en question.

(2) D'après ce que j'ai dit, les *sinus* qui se présentent dans cette région du follicule en voie d'atrophie, sont évidemment privés de l'importance que d'autres auteurs leur avaient attribuée. En effet, on ne pourra plus penser que ces *sinus* indiquent une plus grande productivité des cellules épithéliales correspondantes (Unna), et encore moins qu'ils doivent être considérés comme des glandes sébacées embryonnaires (Diesing).

En outre, la démonstration qu'on a donnée du mode de formation de ces *sinus* concilie, entre elles, et reconnaît pour vraies, des opinions en apparence contradictoires; telles sont, celle d'Ebner et de Schulin qui virent, dans leur formation, l'influence des muscles érecteurs, et celle d'Unna qui démontra qu'ils pouvaient se produire indépendamment de ces mêmes muscles.

EXPLICATION DES FIGURES.

Dans les planches, les différentes coupes transversales des follicules sont accompagnées des numéros reproduits, à la hauteur voulue, sur un côté des coupes longitudinales auxquelles elles se rapportent.

Dans les coupes longitudinales, la place des cellules en karyokinèse est indiquée par de gros points; celle des zones granuleuses par un pointillage fin et serré. Les zones de kératinisation verte, noire et rouge violet sont indiquées par une coloration analogue.

De même, la substance corticale et le pigment ont été reproduits avec une coloration qui rappelle celle qui leur est propre. Toutes les figures correspondent à un grossissement de 200 diamètres.

PLANCHE XXI.

Fig. 1^{A}, partie inférieure, et fig. 1_{B}, partie supérieure, de la coupe longitudinale d'un follicule. Cuir chevelu excisé *immédiatement* après l'épilation.

Fig. 2, 3, 4, 5. Coupes transversales du follicule représenté dans la fig 1^{A} et 1^{B}.

Fig. 6. Coupe transversale d'un follicule, prise à la hauteur, environ, du sommet de la papille. Cuir chevelu excisé *immédiatement* après l'épilation.

Fig. 7. Coupe transversale d'un follicule, prise au niveau de la *zona lucida* de la couche de Huxley. Cuir chevelu excisé *9 heures* après l'épilation.

Fig. 8. Coupe transversale d'un follicule, prise vers le milieu de la hauteur de la papille. Cuir chevelu excisé *16 heures* après l'épilation.

PLANCHE XXII.

Fig. 1. Le même follicule de la figure 8, pl. XXI. Coupe transversale prise un peu au-dessus du sommet de la papille.

Fig. 2. Coupe transversale d'un follicule, prise à la partie inférieure de la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne. Cuir chevelu excisé *16 heures* après l'épilation.

Fig. 3. Coupe transversale d'un follicule, prise au niveau du *sinus* musculaire. Cuir chevelu, excisé *16 heures* après l'épilation.

Fig. 4. Coupe transversale d'un follicule, prise au niveau de la *zona lucida* de la couche de Huxley. Cuir chevelu excisé *un jour* après l'épilation.

Fig. 5. Coupe transversale d'un follicule, prise au niveau de la *zona lucida* de la couche de Huxley. Cuir chevelu excisé *2 jours* après l'épilation.

Fig. 6. Coupe transversale d'un follicule, prise en correspondance de la *zona viridis* de kératinisation de la couche de Huxley. Cuir chevelu excisé *2 jours* après l'épilation.

Fig. 7. Coupe longitudinale d'un follicule, appartenant à du cuir chevelu excisé *3 jours* après l'épilation.

Fig. 8, 9, 10. Coupes transversales du follicule représenté dans la figure 7.

Fig. 11. Coupe transversale d'un follicule, prise immédiatement au-dessus du sommet de la papille. Cuir chevelu excisé *4 jours* après l'épilation.

PLANCHE XXIII.

Fig. 1. Coupe longitudinale d'un follicule appartenant à du cuir chevelu excisé *8 jours* après l'épilation.

Fig. 2, 3, 4, 5. Coupes transversales du follicule représenté dans la fig. 1.

Fig. 6, 7, 8, 9. Coupes transversales d'un même follicule, appartenant à du cuir chevelu excisé *24 jours* après l'épilation.

Fig. 10. Coupe longitudinale du follicule auquel appartiennent les coupes transversales 6-9.

PLANCHE XXIV.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5. Coupes transversales d'un même follicule. Cuir chevelu excisé *32 jours* après l'épilation.

Fig. 6. Coupe longitudinale du follicule, auquel appartiennent les coupes transversales représentées dans les fig. 1-5.

Fig. 7, 8. Coupes transversales d'un même follicule, appartenant à du cuir chevelu excisé *48 jours* après l'épilation. Dans la partie de ce follicule qui s'étend du sommet de la papille à la portion la plus lente à s'atrophier, la première de ces coupes correspond, à peu près, à la hauteur de la limite entre le tiers inférieur et le tiers moyen, et la seconde, à la hauteur de la limite entre le tiers moyen et le tiers supérieur.

Fig. 9, 10, 11. Coupes transversales d'un méme follicule, appartenant à du cuir chevelu excisé *53 jours* après l'épilation.

Fig. 12. Coupe longitudinale, à laquelle appartiennent les coupes transversales représentées dans les fig. 9-11.

Contribution à l'étude des Rotateurs

PAR

JEAN MASIUS

(*Travail du laboratoire de l'Institut zoologique de l'Université allemande de Prague*)

(PLANCHES XXV ET XXVI)

INTRODUCTION.

Il y a de nombreuses années déjà, BALFOUR faisait remarquer l'importance qu'il y aurait à posséder une connaissance complète de l'ontogénie des vers rotateurs ; cette ontogénie bien connue, il serait plus aisé de déterminer la signification morphologique des rotateurs, leurs affinités, leurs rapports entre eux et avec d'autres groupes, notamment les annélides et les nématodes.

Tels sont les points principaux que je voulais éclaircir en commençant la présente étude à Prague, dès le printemps 1889, sous la savante direction de M. le professeur HATSCHEK.

Avant d'entreprendre l'examen du développement de l'une ou l'autre espèce, j'ai voulu étudier scrupuleusement l'organisation de quelques types rotateurs appartenant aux diverses familles. Malheureusement, des circonstances inattendues ont interrompu mes études zoologiques et ne me permettent pas encore de prévoir l'époque où je pourrai les poursuivre à nouveau. Pour ce motif, je me suis décidé à publier dès maintenant les résultats qui me semblent présenter quelque intérêt sur l'anatomie des deux formes que j'ai plus spécialement eues sous les yeux : Asplanchna helvetica (Perty-Tessin), et Lacinularia socialis (Leydig). L'étude du développement de ces formes ne m'a donné que des résultats encore trop incomplets pour être utilisés avec certitude.

Je remplis un devoir des plus agréables en remerciant ici publiquement M. le professeur Hatschek de ses précieux conseils qui m'ont été d'un grand secours et qu'il m'a du reste prodigués avec son amabilité et sa bonne grâce habituelles.

La première difficulté que l'on rencontre dans l'étude microscopique des rotateurs vivants, provient du mouvement ininterrompu de l'animal ; cette difficulté est complètement supprimée par l'emploi d'un réactif dont je dois la formule à M. le Dr Cori. C'est un mélange d'alcool méthylique, eau et cocaïne en solution étendue. Les rotateurs primitivement anesthésiés par l'emploi de ce liquide, se laissent ensuite très bien fixer *sans aucune rétraction* par les réactifs habituels (liquide de Flemming étendu, par exemple).

Comme l'ont déjà fait remarquer bien des auteurs, les préparations permanentes des rotateurs entiers sont extrêmement difficiles à obtenir et, pour ma part, je n'en ai pas obtenu de *réellement* durables. Elles seraient, du reste, peu utiles en ce sens que le baume de Canada et même la glycérine, éclaircissent les préparations au point d'empêcher l'observation de détails souvent importants.

Outre l'étude des animaux complets (vivants ou fixés par les réactifs ordinaires), j'ai eu recours aux coupes microscopiques et aux dissociations étudiées dans l'eau, l'alcool faible et la glycérine très étendue.

Pour l'étude de l'organisation de la tête, j'ai procédé d'une façon spéciale, que je crois utile d'exposer un peu plus longuement. Un individu, fixé dans de bonnes conditions, est placé sur un porte-objets; sous le microscope simple, on sectionne la tête suivant un plan transversal rapproché le plus possible de l'extrémité antérieure. On obtient ainsi une coupe très mince que l'on pourra déposer dans l'eau ou l'alcool faible entre deux couvre-objets, de façon à pouvoir examiner à volonté l'une ou l'autre face de la préparation.

Les recherches bibliographiques concernant les rotateurs sont singulièrement facilitées par la liste bibliographique publiée par Eckstein (1) et complétée depuis par divers auteurs notamment Plate (2) et Zelinka (3). Je crois inutile de la reproduire ici ; je me contenterai de compléter la liste qui accompagne le travail de Plate paru en 1886 (4).

183. **Plate.** Beiträge zur Naturgesch. der Rotatorien. Jenaïsch. Zeitsch. 1886. V. 19.
184. **Billet.** Sur les mœurs et premiers phénomènes du dévelop. de l'œuf de *Philodina roseola*. Bull. Scient. départ. du Nord, 6e année.
185. **Bourne.** On the modificat. of the trochal. Disc. of the Rotifera. Rep. Brit. ass. Adv. Sc., 1885.
186 **Braun.** Naturgesch. der Rotatorien. Arch. für Naturgesch. 48 Jahrg.
187. **Cosmovici.** Vésicule contractile des Rotifères. Bull. Soc. Zool. de France. T. 13.
188. **Daday.** Neue Beiträge z. Kenntn. der Räderthiere. Mathem. u. Nat. wis. Ber. Ungarn. Vol. 1 et aussi dans Jour. R. Micr. Soc. Lond. Vol. 4.
189. **Debray.** Notommata Werneckii. Bull. scient. de France. T. 22.
190. **Dewitz.** Rotatorien litteratur, 1882-1886. Arch. f. Naturg. 52. Jahrg. 1886. Vol. 2.
191. **Eckstein.** Zur geograph. Verbreitung von *Callidina Symbiotica*. Zool. Anz. 1888.

---

(1) Zeitsch. f. Wissensch. zoolo. Bd 39. — 1883.

(2) Plate. Beiträge zur Naturgesch. der Rotatorien. Jenais. Zeitschr. Bd 19. 1886.

(3) Zelinka. Stud. ub. Räderth. Zeit. f. w. Vool. Bd. 44.
Id. Id. Bd. 47.

(4) Pour les 182 premiers numéros, consulter les travaux de Eckstein et Plate précités.

Il ne m'a pas été possible de me procurer tous les ouvrages formant la bibliographie des vers Rotateurs, notamment des ouvrages anglais ou américains. J'espère cependant avoir eu entre les mains les mémoires les plus importants sur ce sujet.

192. **Foulke**. On a new species of Rotifer. Proc. Acad. Nat. sc. Philad. 1884.

193. **Gosse**. Twenty four new spec. of Rotif J. R. Mic. Soc. L., 1887.

194. **Guerne**. Monograph. Note on the Rotifera of the fami. Asplanchn. Ann. of Nat. Hist. Vol. 2. Jour. R. Micr. Soc. L., 1888.

195. **Hartmann**. Ueber einige Räderthiere. Sitzheri. Ges. Nat. Fr. 1885.

196. **Hudson**. New Floscularia. Jour. R. Micr. Soc. L. Vol. 2.

197. **Id**. Five new Floscules. Id. Vol. 3.

198. **Id**. New. Floscul. Id. Vol. 5.

199. **Id**. On four new sp. of Flos. Id. Vol. 5.

200. **Id**. Dessication of Rotifers. Id. Vol. 6.

201. **Hudson** et **Gosse**. The Rotifera, or Wheelanimalcules. Londres 1886. Supplément en 1889.

202. **Herrick**. Rotifers of America. Bull. scientif. Laborat. Denison. Univ. Vol. 1.

203. **Hood**. Floscularia annulata. Science Gossip. 1888.

204. **Imhof**. Die Rotatorien der pelagischen Fauna. Zool. Anz. 8e Jahrg.

205. **Joliet**. Monographie des Mélicertes. Arch. Zool. expériment. et génér., 2e série. T. 1, no 1 et no 2.

206. **Kellicot**. New Floscule. Proce. ameri. Soci. Micros., 1885.

207. **Id**. Ameri. Rotif. Proc. am. Soc. micr. Vol. 10.

208. **Knipowitsch**. (en russe) dans les Bull. de la Soc. des Natural. de St-Pétersbourg. Vol. 16.

209. **Leidy**. Rotifera without Rotato. organ. Proc. Ac Nat. Sc. Phila. 1882.

210. **Id**. Asplanchna Ebbesbornii. Id. 1887.

211. **Lord**. A new Rotifer. Naturalist's World 1885.

212. **Id**. Science Gossip. 1886.

213. **Milne**. New Rotifer. Proc. Philos. Soc. Glascow 1885. Vol. 16. — J. R. Micr. Soci. Lond. Vol. 5.

214. **Milne**. Defectiveness of the Eye-Spot. Id. 1886. Vol. 17 et id. Vol. 6.

215. **Plate**. Ueber einige ectoporasi. Rotatorien. Mit. d. Zool. Stat. Neapel. Vol. 7.

216. **Rocquigny-Adanson**. Stephanoceros Eichhornii. Jour. d. micrograph. T. 13, no 2.

217. **Rousselet**. New Rotifer. J. R. Micr. Soc. L. 1889.

218. SMITHSON. Tube of melicerta. Id. Vol. 6.
219. STEVENS. A key to the Rotifera. J. R. Mi. Soc. Lo. 1887 et Ameri. Month. Microscop. Jour. Vol. 8.
220. STOKES. Rotifer within an acanthoceptis. J. R. Mi. Soc. L. 1884.
221. TESSIN. Ueber Eibildung und Entwick. der Rotator. Zeitsch. f. wissen. Zoologie. Vol. 44, 1888.
222. ID. Rotatorien der Umgegend von Rostock. Arch. d. Ver. d. Fr. Naturgesch. Mecklemb. 43 Jahr.
223. THORPE et GUNSON. Description of a n. sp. of megalotroch. Jour. R. Micr. Soc. L. 1889.
224. VALLENTIN. Some Remarks on the anatomy of Stephanoceros Eich. Ann. of. Nat. History. Vol. 5.
225. WEBER. Notes sur quelques Rotateurs des environs de Genève. Arch. de Biolog. T. 8.
226. ZACHARIAS. Ueber die Bedeutung des Palmform in der Entwick. von Rotat. Biol. Centralblt. Vol. 5.
227. ID. Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständ. Austrochnung wieder aufleben. Id. Vol. 6.
228. ID. Ein neues Räderthier.
229. ZELINKA. Studien über Räderthieren. Zeitsch. für wissensch. Zoolog. Vol. 44 et vol. 47.
230. ID. Id. Zoolo. Anzeig. 1887.
231. PLATE. Ueber die Rotatorienfauna des Bothnischen Meerbusens. Zeitsch. für wissensch. Zoolog. Vol. 47.

I. — *Asplanchna helvetica.*

(Pl. XXV.)

La longueur ordinaire est de 1^{mm} à $1^{mm}\ {}^1/_2$, la forme est celle d'un cône tronqué, à base arrondie qui répond à l'extrémité postérieure de l'animal (fig. 1). Le sommet tronqué ou extrémité antérieure, est garni d'une couronne de cils. La surface du corps est recouverte par une mince cuticule chitineuse finement striée longitudinalement ; les cellules matrices de cette cuticule forment une mince couche de protoplasme contenant, de distance en distance, des noyaux ovalaires aplatis (dont le nombre total est de 40 à 50).

Appareil digestif. — Comme chez tous les asplanchnides, le tube digestif se termine en cul de sac; il est caractérisé par l'absence d'intestin terminal et d'anus. On y distingue facilement trois régions d'aspect très différent : le pharynx, l'œsophage et l'estomac. Aux deux premières parties de l'appareil digestif se rattachent encore quelques organes qui sont, dans la région pharyngienne : un groupe de cellules glandulaires et deux paires de mandibules; dans la région œsophagienne : une paire de glandes volumineuses dites : glandes salivaires.

L'ensemble de l'appareil digestif est normalement animé d'un double mouvement rythmique. L'un intéresse le pharynx s. s., l'autre l'estomac et l'œsophage.

Le premier mouvement est une simple contraction des parois du pharynx, suivie d'une dilatation plus ou moins prononcée; ce mouvement se fait grâce à deux cellules contractiles à prolongements ramifiés qui s'étendent dans les parois du pharynx. Le second mouvement, qui est le plus caractéristique, résulte de la contraction de l'œsophage se plissant alors à la façon d'un accordéon. La contraction de l'œsophage entraîne l'estomac vers l'extrémité antérieure du corps.

Dans certaines circonstances, l'asplanchna peut évaginer toute l'extrémité antérieure de son tube digestif (comme un doigt de gant), jusques et y compris le pharynx.Pourtant, l'évagination du pharynx n'est pas normale et n'a lieu que lorsque l'animal est très vivement excité par une cause extrinsèque (fig. 3 et 4).

L'ouverture buccale est située à l'extrémité antérieure de la face ventrale (fig. 1, *O. b.*).

L'extrémité antérieure, ou tête, est formée par trois éminences arrondies : une médiane et deux latérales. Toutes trois fonctionnent probablement comme organes de sens. La saillie médiane, moins marquée que les deux autres, se continue dans la lèvre antérieure (ou supérieure) de l'ouverture buccale.

L'asplanchna est munie de deux paires de mandibules situées au plancher de la bouche, elles se rattachent à un volumineux groupe de cellules matrices. Pour prendre la nourriture, les mandibules sont projetées vers l'extérieur, puis rentrées, et dans cette situation, leur mouvement ordinaire est latéral : alternativement de dehors en dedans et inversement.

Gosse (63) a donné une bonne description de ces formations dans son travail sur l'appareil mandibulaire des rotateurs.

Immédiatement en arrière des mandibules, se trouve un groupe d'une dizaine de glandes monocellulaires. Ce sont de grandes cellules allongées dont une des extrémités répond au pharynx (à ce niveau, se trouve une dépression de la paroi pharyngienne); elles sont pourvues d'un noyau arrondi peu volumineux. La cellule même est chargée de gouttelettes réfringentes disposées en rangées, suivant le grand axe cellulaire.

Pharynx s. s. (fig. 1). Le pharynx est le siège de plis nombreux, ce qui complique un peu l'étude de cet organe, mais d'autre part, sa propriété de pouvoir s'évaginer complètement sera avantageusement utilisée dans certains cas.

L'évagination du pharynx est provoquée facilement chez l'animal vivant par une pression légère sur le couvre-objet.

Chez l'individu nageant librement, le pharynx a l'aspect d'un sac membraneux, flanqué de deux dilatations chitineuses.

La partie membraneuse forme un sac plissé plus ou moins aplati d'avant en arrière. Outre de nombreux plis peu importants, mais constants, il faut signaler deux grands plis latéraux antéro-postérieurs, en dehors desquels existe, dans la paroi pharyngienne, une grande cellule ramifiée.

De chaque côté de la partie supérieure du pharynx membraneux se trouvent deux grandes vésicules chitineuses avec une fine striation quadrillée. Ces vésicules sont ovalaires, à grand axe légèrement oblique en arrière et en haut; leur partie antérieure et ventrale se continue dans le pharynx membraneux et chacune de ces vésicules est rattachée aux mandibules par un prolongement chitineux. On se trouve ici en présence d'un appareil squelettique destiné à donner plus de résistance à cette partie de l'animal.

L'évagination du pharynx permet de se rendre un compte exact de la disposition des deux cellules qui président aux mouvements de contraction et de dilatation du pharynx.

Sur un pharynx évaginé (fig. 3 et 4), on distingue, symétriquement placées sur la face ventrale, deux grandes cellules contractiles à prolongements. On peut facilement observer, à l'état normal, la contraction de ces prolongements distribués de façon à entourer le pharynx d'une sorte de réseau contractile.

L'*œsophage.* Il a la forme d'un cône fort allongé à sommet antérieur se continuant dans la partie ventrale du pharynx, et à base postérieure aboutissant à l'estomac. Il est formé par un petit nombre de grandes cellules plates ciliées. Sur toute l'étendue de l'œsophage, les cils sont disposés en rangées longitudinales, ce qui, vu la minceur de la paroi, le fait paraître strié longitudinalement. En réalité, ces stries sont dues aux séries des coupes optiques des cils.

Quatre filaments musculaires longitudinaux, disposés à égale distance l'un de l'autre le long de l'œsophage, déterminent les mouvements spéciaux indiqués précédemment.

Vers l'extrémité postérieure, de chaque côté de l'œsophage, s'y trouvent rattachés deux organes connus sous le nom de : *glandes salivaires.* Ce sont des masses protoplasmiques dans lesquelles sont logés six ou sept noyaux cellulaires. Ces glandes paraissent accolées à l'œsophage, et s'il existe un conduit excréteur, il ne peut être que très court. Ces glandes renferment parfois des granulations graisseuses. D'ordinaire les granulations les plus nombreuses sont brillantes, disposées en séries convergeant vers le hile de la glande, et ne noircissent pas par l'acide osmique.

Enfin, à l'une des extrémités de ces glandes, se trouve un groupe de trois ou quatre petites cellules claires, dont je ne saisis pas la signification.

L'*estomac* (fig. 1). C'est un organe presque sphérique, formé par une seule couche de grandes cellules dont la face interne, plane, est garnie de cils nombreux et délicats.

La face externe de ces cellules est fortement convexe. On trouve dans ces cellules un réseau protoplasmique net; le noyau peu volumineux est reporté à la périphérie; enfin, des gouttelettes de graisse, des vacuoles à liquide clair et des granulations alimentaires souvent verdâtres, sont fréquentes dans le corps cellulaire.

Avant de passer à l'examen de l'appareil excréteur, je dirai quelques mots d'une cellule du tissu conjonctif située entre l'extrémité postérieure du corps et l'estomac.

C'est une cellule étoilée dont les prolongements dirigés en sens opposés s'insèrent, les uns à la face externe du fond de l'estomac, les autres à la cuticule de l'extrémité postérieure du corps. Un troisième groupe de prolongements s'insère à l'appareil sexuel.

Cette cellule est destinée à empêcher l'estomac de remonter trop haut vers la tête de l'animal, lors de la contraction des muscles de l'œsophage.

L'*appareil excréteur* (fig. 1 et 5). — Il est connu en allemand sous le terme " *Wassergefässystem* „ et se compose d'un protonéphridium double, avec canal excréteur aboutissant à une vessie contractile unique en communication elle-même avec le cloaque (par l'intermédiaire duquel sont également rejetés les produits sexuels).

Les deux reins primitifs sont situés symétriquement sur les faces latéroventrales du corps, à peu près à égale distance des deux extrémités du corps. Chaque rein se compose d'un tube sécréteur non ramifié, enroulé sur lui-même d'une façon compliquée ; il se continue par l'une de ses extrémités dans un canal excréteur légèrement sinueux. Dans la partie sécrétante, la paroi du tube néphridien est épaisse, la lumière relativement étroite. En outre, on observe dans l'épaisseur de cette paroi, de nombreuses gouttelettes ou granulations brillantes. Les noyaux cellulaires sont peu nombreux dans l'étendue de l'organe.

Le canal excréteur est simplement sinueux ; le diamètre total de la partie excrétante est le même que celui de la partie précédente, mais ici la lumière du conduit est large et la paroi fort mince, avec quelques rares noyaux plats et allongés. Cet appareil urinaire en entier renferme un liquide clair, hyalin qui est cependant granuleux chez les individus fixés par les acides.

La partie opposée du tube néphridien se termine par quatre organes appelés " organes terminaux „ répartis à peu près à égale distance l'un de l'autre, le long de l'extrémité du tube sécréteur.

Au nombre de quatre dans chaque moitié du corps, ils ne représentent chacun, qu'un prolongement de cellule. Ils sont creux, ils ont une forme de cône aplati à base libre dont le sommet se continue dans un pédicule court en continuité avec le reste de l'appareil. Il n'existe aucune espèce d'ouverture établissant une communication directe entre le rein primitif et la cavité du corps de l'asplanchna.

La cavité de l'organe terminal est occupée par une flamme vibratile triangulaire insérée par sa base à la partie large de l'organe terminal. Vue sur la tranche, la flamme vibratile fait l'effet d'un gros cil. Cette flamme vibratile est couverte de stries longitudinales qui commencent chacune par un petit épaississement; il en résulte que la base de la flamme est limitée par une rangée de points brillants. L'extrémité libre de l'organe terminal est recouverte d'une couche de protoplasma finement granulé lequel est traversé par trois ou quatre filaments insérés d'autre part, à un point voisin de la paroi du corps. L'un de ces filaments situé dans l'axe de l'organe, est plus épais que les autres et souvent le seul visible à l'aide des grossissements habituels.

Sur le vivant, la flamme vibratile et les filaments sont animés d'un mouvement ondulatoire continu qui se propage de proche en proche, dans une direction centripède par rapport à l'appareil excréteur. Le mouvement de la flamme et des filaments est synchrone, celui des filaments étant peut-être déterminé par celui de la flamme vibratile. Cependant, à l'approche de la mort de l'animal, les mouvements de la flamme vibratile se ralentissent, puis s'arrêtent alors que les filaments sont encore animés de leur mouvement régulier pendant quelques instants.

Il me semble donc probable que ces filaments servent simplement à donner plus de fixité au rein et que l'un d'eux, plus puissant que les autres, est le siège d'un mouvement analogue à celui de la flamme vibratile, peut-être destiné à favoriser le courant des liquides de la cavité générale du corps vers le rein primitif.

Le conduit excréteur proprement dit s'ouvre dans la vessie par un orifice sans valvule ; il est possible que les nombreux replis du tube néphridien suffisent à empêcher le reflux des liquides contenus dans la vessie.

La vessie (fig. 1). Elle est grande, sphérique, située ventralement sur la ligne médiane.

La vessie se contracte régulièrement une dizaine de fois par minute. Sa paroi est formée par de grandes cellules très plates, formant une membrane mince avec quelques noyaux plats. En outre, deux grandes cellules étoilées, à prolongements nombreux, couvrent toute la vessie d'un réseau contractile en relief. Par leur contraction, ces deux cellules réduisent le volume de la vessie à l'extrême, et les différentes parties de la paroi chargée de mille petits plis sont ramenées l'une contre l'autre, de façon à supprimer pour un instant toute trace de cavité vésicale. Par ce mécanisme, la vessie est chaque fois débarrassée de tout son contenu. Dans l'intervalle entre deux contractions, la vessie se remplit et se distend de nouveau.

Le cloaque. C'est un canal assez large, à parois minces ; il s'ouvre à l'extérieur sur la ligne médioventrale. Le cloaque est strié circulairement sur la plus grande partie de son étendue.

L'orifice cloacal externe est garni d'une grande valvule formée par un repli antéro-postérieur de la paroi du corps. De l'extrémité postérieure libre part un gros filament qui s'insère plus en arrière à la face externe de la paroi du corps. C'est une sorte de frein de la valvule cloacale.

L'appareil sexuel femelle (fig. 1) comprend un ovaire et un oviducte.

L'ovaire. — Il se constitue de deux parties très différentes, l'une volumineuse, c'est le vitellogène (dotterstock), l'autre beaucoup plus réduite, c'est l'ovaire proprement dit (keimstock). C'est Plate (183) et Tessin (221) qui, les premiers, ont établi cette distinction dans l'appareil sexuel des rotateurs.

Le vitellogène est un organe ovoïde de la moitié moins volumineux que l'estomac ; il est situé à l'extrémité postérieure du corps dans une situation qui varie avec le degré de distension de l'oviducte.

Le vitellogène est formé d'un plasmodium renfermant de gros noyaux ; le protoplasme est chargé de grosses granulations deutoplasmiques. Les noyaux sont caractéristiques à cause de leur énorme nucléole. Ce nucléole forme la plus grande partie du noyau, il est réfringent et fixe très bien les matières colorantes.

D'après certains auteurs, le nombre de ces noyaux serait constant ; il m'a semblé variable, dans des limites assez étroites, il est vrai : entre 8 et 12.

Jamais on ne voit ces noyaux en division mitosique.

L'ovaire proprement dit se trouve étroitement appliqué sur l'un des pôles du vitellogène, c'est un groupe de petites cellules réunies en forme de demi-croissant. A l'une des extrémité de ce demi-croissant, les cellules sont un peu plus grandes, arrondies, avec un noyau ordinaire à nucléole ; en se rapprochant de l'extrémité opposée, les cellules deviennent plus petites et l'ovaire se termine par une couche protoplasmique polynucléée sans limites cellulaires. Il est à remarquer que, si les divers territoires cellulaires de l'ovaire ont parfois des dimensions très différentes, les noyaux cellulaires ont tous sensiblement le même volume (abstraction faite de la couche multinucléée).

L'œuf se développe aux dépens d'une cellule de l'ovaire. Pour devenir un œuf, chaque cellule augmente successivement de volume, s'isole de plus en plus et acquiert un volume sensiblement égal à celui du vitellogène. Après s'être complètement séparé de l'ovaire, l'œuf s'entoure d'une membrane mince, son noyau se transforme et les phénomènes de segmentation commencent (1).

Outre ces œufs, qui sont de beaucoup les plus fréquents, j'ai pu observer quelques individus contenant à la fois un embryon ordinaire et un œuf d'hiver (fig. 6 et 7) nettement caractérisé comme tel, par ses dimensions et ses membranes.

Ce fait me paraît suffire à démontrer que les œufs d'été et les œufs d'hiver peuvent être produits à la fois par un même individu.

L'œuf d'hiver, le plus jeune que j'ai rencontré, était déjà quelque peu plus volumineux qu'un œuf d'été au moment de la segmentation. Ces œufs d'hiver sont sphériques, chargés de granulations albuminoïdes et renferment, en outre, un nombre variable de gouttelettes de graisse parfois très grosses. Leur diamètre peut atteindre jusque 20 à 30 millièmes de m.m. de longeur. Ils sont pourvus de membranes épaisses, au nombre de trois pour l'œuf ayant atteint son maximum de développement (fig. 6).

1° Une membrane interne mince, surtout bien visible lorsqu'elle est plissée par suite d'une altération de l'œuf;

2° Une membrane plus périphérique, très épaisse, striée et divisée en deux zones concentriques. Avec un grossissement convenable, on voit que cette striation est due à une infinité de fins canalicules radiairement disposés à côté les uns des autres. Ils sont élargis vers l'intérieur et c'est la suite de ces élargissements qui provoque l'aspect d'une division de la membrane en deux zones;

---

(1) AUGUSTE LAMERRE. A propos de la maturité de l'œuf parthénogénétique, 1890.

3° Une membrane externe plus mince que la précédente, elle est jaunâtre et homogène.

Souvent à la surface de ces œufs, on trouve un amas de protoplasme granulé dans lequel on distingue plus ou moins clairement quelques noyaux altérés. Sur les œufs très développés, on ne trouve pas toujours ces éléments.

Un fait remarquable, c'est que toujours l'ovaire a complètement disparu chez les individus portant des œufs d'hiver. L'ovaire proprement dit ne se retrouve plus non plus, à moins qu'il ne soit représenté par l'amas cellulaire que nous venons de signaler à la périphérie des œufs d'hiver.

Cette disparition constante du vitellogène, rapprochée du volume énorme des œufs d'hiver, de leur richesse en deutoplasme, me fait croire qu'il est au moins probable que le vitellogène de l'asplanchna est utilisé à la formation de ces œufs.

Appareil sexuel mâle (Pl. XXVI, fig. 9). — Comme je l'ai déjà fait remarquer, les individus des deux sexes ont les mêmes proportions et ne diffèrent les uns des autres que par la constitution de l'appareil reproducteur, ce qui n'est pas le cas ordinaire chez les diverses espèces de rotateurs.

L'appareil sexuel mâle comprend un volumineux testicule et un conduit excréteur ou canal déférent qui s'ouvre dans le cloaque.

Le testicule est réniforme entouré par une membrane mince qui se continue avec les parois du canal déférent. La périphérie du testicule est formé par une mince zone de protoplasme clair avec quelques noyaux vésiculeux. Mais la masse principale de cet organe est formée par des spermatozoïdes. A côté de ceux-ci, on trouve, en assez grand nombre, des éléments ovalaires limités par un contour net ; ils sont formés par un protoplasme clair, dans lequel se trouvent logés deux corps allongés et réfringents.

Les spermatozoïdes ont une partie principale, de forme ovalaire allongée, à contours bien distincts; cette partie se continue dans un prolongement épais assez court, animé d'un mouvement lent. Les contours de ce prolongement sont vagues, indécis.

Le canal déférent est large et en temps ordinaire, sa surface présente une suite de dilatation et de rétrécissements successifs.

Sur la paroi membraneuse de ce canal, on voit quelques cellules à prolongement très ténus qui rayonnent en éventail à partir du corps cellulaire. Enfin, la paroi elle-même du canal est formée de cellules assez plates, chargées d'un produit de sécrétion granuleux et jaunâtre.

Tel est l'aspect ordinaire du canal déférent dont l'énorme diamètre semble peu en rapport avec ses fonctions. La raison du diamètre considérable de ce conduit s'explique par ce fait que (dans certains cas du moins) les spermatozoïdes sont rejetés à l'extérieur dans un volumineux *spermatophore.*

Ce mode d'expulsion des spermatozoïdes est-il une règle sans exception ? Je ne puis l'affirmer, mais quoi qu'il en soit, j'ai observé trois cas dans lesquels le canal déférent contenait un spermatophore rempli de spermatozoïdes.

Voici la description de ce spermatophore (fig. 8) :

Il est sphérique ou légèrement allongé, jaune brunâtre et formé par la réunion d'un grand nombre d'éléments chitineux, polyédriques, de dimensions variables. Les plus grands de ces éléments sont réunis aux environs de l'un des pôles, les éléments plus petits entourent le pôle opposé. La cavité du spermatophore est circulaire, mais excentriquement placée, de sorte qu'au niveau des éléments chitineux les plus petits, la paroi est aussi la plus mince.

Le canal contenant un spermatophore a perdu son aspect glandulaire, le produit de sécrétion jaunâtre de ses cellules a disparu, il est probablement utilisé à la formation du spermatophore.

Système musculaire (fig. 1 et 2). — On peut diviser les muscles de l'asplanchna en muscles longitudinaux auxquels se rattachent les muscles de la tête, en muscles circulaires et en muscles transversaux.

Les muscles les plus volumineux sont les muscles longitudinaux. Ils sont formés par une cellule unique dont le noyau est encore très apparent. Certains muscles sont cependant si grêles qu'il est parfois difficile de distinguer le noyau d'une façon positive.

Les muscles longitudinaux sont disposés symétriquement au nombre de sept de chaque côté du plan médian; ils sont de longueur et d'épaisseur très variables. L'insertion supérieure se fait souvent au voisinage de l'appareil rotateur.

Le muscle le plus volumineux du corps se trouve le long de la partie médiane des deux faces latérales. Ce muscle est rubanné et s'étend en arrière jusqu'à la hauteur du fond de l'estomac ; à ce niveau, il s'épanouit pour s'insérer à la paroi du corps. A son extrémité antérieure, il se sépare en deux chefs d'insertion inégaux, et vers le milieu de son étendue, se voit le corpuscule cellulaire.

Les faisceaux musculaires de la tête sont nombreux, mais ne sont, pour la plupart, que des prolongements des grands muscles longitudinaux du corps.

Les muscles circulaires sont assez grêles et forment cinq ou six anneaux situés immédiatement en arrière de l'appareil rotateur.

Ce qu'on appelle muscles transversaux répond à cinq filaments contractiles, chacun transversalement étendu entre deux points voisins de la face dorsale de l'asplanchna.

C'est à la fois sur l'aspect microscopique et sur l'étude des phénomènes de contraction que je me suis surtout basé pour affirmer la nature musculaire des divers éléments que je viens de décrire comme muscles. Il n'est, en effet, pas toujours aisé de discerner à première vue, sur le vivant, un muscle grêle d'un faisceau conjonctif, par exemple.

Les éléments nettement distingués comme muscles ont la texture de faisceaux formés par des fibrilles moniliformes très fines. Les grains de ces fibrilles ne se correspondent pas dans deux fibrilles voisines, c'est-à-dire ne forment pas des séries moniliformes transversales. Il en résulte une fine striation longitudinale jointe à un pointillé très délicat.

L'appareil vibratil (fig. 1 et 2). — L'appareil vibratil ou appareil rotateur forme, à l'extrémité antérieure du corps, un cercle de cellules ciliées interrompu seulement en deux points diamétralement opposés : au niveau de l'ouverture buccale, et sur la ligne médiodorsale. (Cette dernière interruption s'accompagne d'un renfoncement notable de la paroi du corps à ce niveau.)

L'appareil rotateur est constitué symétriquement de chaque côté du plan médian.

Sur la face ventrale, de chaque côté de l'ouverture buccale, se trouve un groupe de grandes cellules au niveau desquelles l'appareil vibratil est renforcé. En ce point sont réunies une douzaine de grandes cellules ovoïdes dont la grosse extrémité est tournée vers l'intérieur, un filet nerveux y aboutit. L'extrémité plus petite est libre et porte de forts cils vibratils.

Au centre de la cellule, se voit un noyau ordinaire. Le reste de l'appareil rotateur est formé de chaque côté par sept cellules modérément aplaties et munies de cils plus délicats. Deux cellules dorsales, plus hautes et plus courtes que les autres, se réunissent par leur extrémité externe, en formant un prolongement cellulaire gros, court, et saillant à la surface du corps. Ce prolongement est strié longitudinalement et recouvert d'une enveloppe chitineuse ; il présente encore cette particularité d'être terminé par une série de soies courtes et raides.

Une autre particularité de l'appareil rotateur se montre un peu dorsalement de l'insertion du grand muscle latéral ; à ce niveau, l'une des cellules s'élève au-dessus des autres et (en arrière de la grande cellule ganglionnaire) se continue en un prolongement qui porte une tache pigmentaire cupuliforme, qui est d'ordinaire considérée comme servant à la perception de sensations lumineuses.

Citons encore comme organe probable du tact, les deux éminences latérales qui forment l'extrémité antérieure du corps et sur lesquelles on arrive à distinguer quelques cils.

Aux environs de la partie moyenne de l'éminence médiane, on remarque un singulier organe très clairement visible, lorsque cette éminence est évaginée en même temps que le pharynx (fig. 4). Au repos, cet organe est formé par un gros cil raide logé au fond d'une petite dépression conique, de sorte que, après évagination, c'est un cône tronqué saillant et surmonté d'un gros cil.

Système nerveux et organes de sens (fig. 1 et 2). — L'organe nerveux central est un ganglion situé à l'extrémité antérieure du corps, au-dessus du pharynx (G. c.). Ce ganglion a une forme allongée transversalement, il est en majeure partie formé par de grandes cellules nerveuses régulièrement disposées en une sorte de croissant, autour d'une zone protoplasmique portant une petite tache pigmentaire.

L'étude du reste du système nerveux de l'asplanchna présente certaines difficultés ; en effet, les réactifs ordinaires du tissu nerveux tels que le chlorure d'or, le bleu de méthylène, l'acide osmique, etc., ne m'ont donné que des résultats tout à fait insuffisants.

Le parti auquel j'ai cru le plus sage de me rendre, c'est de ne considérer comme nerfs, que les filaments en continuité *évidente* avec le ganglion nerveux central.

Au niveau de la région moyenne du corps, se trouvent disposés, à peu près à égale distance les uns des autres, quatre organes considérés comme organes du tact. Il faut distinguer ces organes en ventraux et dorsaux, différents les uns des autres par leur situation, leur mode d'innervation, leur structure et leurs rapports mutuels. Ces organes de sens ont à peu près une forme de massue à grosse extrémité libre terminée par un petit renforcement chitineux, garni d'une touffe de cils de longueur inégale. Chaque cil est terminé par un petit renflement sphérique.

Les organes dorsaux sont formés de trois ou quatre cellules. Les organes ventraux m'ont le plus souvent paru formés de deux cellules seulement.

Les deux organes dorsaux sont réunis entre eux par une commissure transversale. Cette commissure, avec deux cellules qui s'y rattachent, est particulièrement bien visible sur les individus jeunes.

Comme on l'a observé chez presque tous les rotifères, chaque organe dorsal reçoit directement du ganglion cérébral un gros filet nerveux sur le trajet duquel se trouve intercalée, à une faible distance de l'organe terminal, une cellule allongée.

Le nerf allant ainsi du cerveau à l'organe dorsal est simple, c'est-à-dire ne détache aucune branche latérale.

Le corps entier de l'asplanchna, l'appareil rotateur excepté, est innervé par les seules ramifications de deux grands nerfs ventraux, l'un à droite, l'autre à gauche.

De chaque côté de l'organe nerveux central, se détache un nerf qui se porte transversalement en dehors et aboutit à une énorme cellule ganglionnaire située immédiatement en dedans de l'insertion du grand muscle latéral. Cette cellule ganglionnaire est à peu près rectangulaire, et, de son extrémité externe se détache un tronc nerveux. Celui-ci, après avoir longé l'insertion du grand muscle latéral et du muscle plus immédiatement ventral, se coude en arrière et suit ce dernier.

Bientôt le nerf se divise à diverses reprises dans son trajet vers l'extrémité postérieure de l'asplanchna ; outre les branches qui aboutissent aux muscles (le plus souvent aux abords du noyau), il faut remarquer : 1° une branche nerveuse pour l'organe ventral ; 2° une grande branche nerveuse qui aboutit près de l'ouverture cloacale et dont se détachent deux filets extrêmement grêles, l'un allant à la cellule contractile de la vessie, l'autre aboutissant aux environs de l'ouverture de la vessie dans le cloaque.

Le long de certains nerfs, et ayant quelquefois des trajets partiellement analogues, se trouvent des filaments ramifiés du tissu conjonctif. L'ensemble de ces formations conjonctives paraît former tout un système de soutien pour certaines ramifications nerveuses.

L'innervation du pharynx est donnée (peut-être en partie seulement) par deux petits filets nerveux partant du ganglion, pour se distribuer à la face dorsale de l'appareil pharyngien. Une petite cellule ganglionnaire est intercalée dans le cours de ce nerf. Toute cette disposition se découvre facilement chez un animal dont le pharynx est évaginé (fig. 4).

Le mode d'innervation de l'appareil vibratil s'étudie très commodément sur les préparations faites comme je l'ai indiqué précédemment (fig. 2).

Des diverses cellules du ganglion cérébral, se détache un nombre déterminé de filets nerveux, se rendant chacun à une cellule de l'appareil rotateur. Les nerfs les plus nettement visibles sont ceux qui fournissent au groupe antérieur droit et gauche. Chaque nerf, immédiatement après s'être séparé du cerveau, est pourvu d'une petite cellule ganglionnaire fusiforme. Au delà de cette cellule, le nerf se rend le plus souvent directement à la base d'une cellule vibratile.

Je n'ai pas réussi à distinguer un trajet du filament nerveux dans l'intérieur même de la cellule.

Il peut aussi arriver qu'un nerf se divise pour fournir à deux cellules voisines.

Il faut encore remarquer que le filet nerveux qui se rend à la cellule portant la tache oculaire est particulièrement développé et se termine près de l'organe visuel par deux très petites cellules qui paraissent en rapport avec la grande cellule ganglionnaire du grand nerf ventral principal.

II. — *Lacinularia socialis* (Ehr.).

(Pl. XXVI.)

Après les remarquables travaux d'Ehrenberg (49), Leydig (110), Huxley (92), Plate (183) et autres, il semble que l'organisation de Lacinularia socialis soit parfaitement connue; aussi n'entrerai-je pas ici dans de grands détails à propos de ce rotateur tubicole; je me contenterai d'insister sur quelques points, à propos desquels mes observations m'ont conduit à une opinion quelque peu différente de celle de mes savants devanciers.

Chez Lacinularia le tube digestif est complet, comprenant une partie pharyngienne avec appareil masticateur, une région œsophagienne courte à laquelle se rattachent les glandes salivaires, une région stomacale à cellules volumineuses, enfin l'intestin terminal avec le cloaque dans lequel s'ouvrent l'oviducte et les canaux excréteurs des reins. L'ouverture du cloaque est située dorsalement vers l'extrémité postérieure du tronc.

De chaque côté du plan médian, et plus rapproché de la face dorsale, se trouve un tube ondulé qui aboutit en arrière au cloaque ; vers son extrémité antérieure, il se bifurque et se comporte d'une façon assez spéciale comme nous le verrons bientôt. L'ensemble de ces deux canaux forme l'*appareil excréteur* ou *rein primitif* de l'animal.

La structure des parois du tube néphridien est la même que chez l'asplanchna.

Outre ceux de l'extrémité antérieure, trois organes terminaux de l'appareil excréteur se trouvent dans chaque moitié du corps ; ce sont de petits diverticules se détachant du tube principal sous un angle fort aigu, leur extrémité postérieure est libre et, à leur intérieur, se trouve un gros cil animé d'un mouvement ondulatoire centripède. La situation de ces organes terminaux est fixe.

L'un se trouve approximativement à la hauteur de l'anus, le deuxième immédiatement derrière la glande salivaire, et le troisième immédiatement au-devant d'elle. Pas plus ici que chez Asplanchna, je ne puis admettre que ces organes établissent une communication directe avec la cavité générale du corps, comme Joliet (200) le décrit pour les Mélicertes.

Chacun des reins s'ouvre séparément dans le cloaque sans présenter au préalable de dilatation permanente, contractile ou non contractile.

L'extrémité antérieure du corps de Lacinularia soc. est étalée en ombelle au-dessus du reste du corps. Arrivé près de la tête, chaque rein primitif se bifurque en deux branches, l'une ventrale, l'autre dorsale. La branche dorsale devient tout à fait superficielle dans la tête et se renfle en un organe plus ou moins sphérique extrêmement volumineux. Ces énormes appendices céphaliques de l'appareil excréteur, sont situés de chaque côté du ganglion cérébral et ont une structure analogue au reste de l'organe ; ils renferment un conduit sécréteur très contourné.

Chaque appendice céphalique est pourvu de deux organes terminaux, l'un interne, l'autre externe, avec un noyau cellulaire dans chacun d'entre eux.

L'organe terminal interne est fort long et s'étend jusqu'à l'appendice céphalique du côté opposé. Sur la ligne médiane, au-dessus du ganglion cérébral, les deux organes terminaux internes symétriques s'entrecroisent donc l'un avec l'autre (fig. 11). C'est cet entrecroisement qu'on a parfois considéré, à tort, comme une anastomose.

(En rapport avec l'existence de l'entrecroisement, on peut observer que le cil de l'organe terminal entrecroisé ondule dans un sens centrifuge par rapport à la moitié du corps où il se trouve, mais centripède par rapport à la partie de l'appareil excréteur dont il dépend réellement.)

De l'extrémité libre des organes terminaux de la tête, partent de très fins filaments, les reliant plus ou moins directement aux cellules voisines de l'appareil vibratil. Deux gros prolongements cellulaires pleins réunissent encore chaque appendice céphalique de l'appareil excréteur, à deux cellules voisines de la rangée supérieure dans l'appareil vibratil.

Enfin, de la face inférieure ou ventrale du prolongement céphalique, part un canal court aboutissant d'autre part à la branche de bifurcation ventrale du rein primitif.

Cette branche ventrale, souvent repoussée jusqu'au contact de l'appendice céphalique correspondant, a une forme de fuseau creux ; trois noyaux cellulaires y sont visibles. L'extrémité antérieure du fuseau est bifurquée et se continue, d'une part, dans le canal court de l'appendice céphalique dont nous venons de parler, et d'autre part dans un organe terminal ordinaire avec quelques filaments conjonctifs pour le rattacher à des éléments voisins.

Appareil sexuel femelle. — Lacinularia soc. est ovipare. L'appareil sexuel femelle se compose d'un *ovaire* s. s., d'un *vitellogène* et d'un *conduit excréteur* des produits sexuels. Le vitellogène est énormément développé, l'ovaire s. s. est très réduit et plus difficile à découvrir que chez l'Asplanchna. Sur un individu portant un œuf, on ne le voit bien qu'en coupe microscopique (fig. 12).

Le vitellogène et l'ovaire réunis forment ensemble un organe réniforme dont le grand axe est parallèle au grand axe du corps de l'animal. Cet organe est tout à fait ventral, le hile est tourné vers le dos, et c'est au hile que se trouve l'ovaire s. s. Celui-ci tout à fait à la surface du vitellogène, forme une rangée de petites cellules nettement séparées les unes des autres.

Plus profondément, on distingue encore des noyaux sans territoire cellulaire indiqué. Le vitellogène renferme une dizaine de grands noyaux avec nucléole énorme. Remarquons, accessoirement, que les limites cellulaires sont souvent visibles dans le vitellogène de lacinularia.

L'œuf se forme et se développe suivant le processus décrit pour l'asplanchna ; le volume du vitellogène ne diminue pas pendant la durée du phénomène. Dans le corps maternel, l'œuf se développe jusqu'à atteindre un volume égal à celui du vitellogène contre lequel il est appliqué. On lui distingue alors un grand noyau clair avec une charpente réticulée et quelques petits nucléoles. L'œuf est expulsé par l'oviducte, large canal membraneux d'ordinaire complètement revenu sur lui-même et, pour ce motif, peu visible.

Avant d'aborder l'étude des muscles de Lacinularia, je dirai un mot de la glande muqueuse avec son conduit. Le produit d'excrétion de cette glande forme la gaine gélatineuse de chaque individu.

La glande est située un peu en arrière de l'intestin terminal, elle est maintenue en place par l'extrémité antérieure bifurquée, laquelle se continue dans de larges faisceaux de tissu conjonctif formés de fines fibrilles enveloppant quelques noyaux allongés.

Ces faisceaux conjonctifs s'insèrent aux muscles voisins par un épanouissement terminal considérable.

Chez l'adulte, cette glande ne fonctionne plus. Le conduit excréteur de la glande s'étend directement jusqu'à l'extrémité postérieure du pied où il s'ouvre à l'extérieur.

Cette glande paraît être monocellulaire.

Système musculaire. — Il existe chez lacinularia, des muscles longitudinaux et des muscles circulaires. Mais, au point de vue de leur structure, nous devons distinguer les muscles longitudinaux ordinaires des muscles longitudinaux à striation oblique double.

Les muscles longitudinaux sont disposés d'une façon symétrique de chaque côté du plan médian. Dans le tiers antérieur du pied de Lacinularia, on remarque quatre grandes cellules (deux de chaque côté de la médiane, disposées de telle façon que deux soient plus ventrales et deux plus dorsales).

Les deux cellules ventrales sont très régulièrement piriformes, un noyau arrondi avec un petit nucléole en occupe le centre. Les deux cellules, plus dorsales, sont finement granulées et régulièrement pourvues chacune de deux noyaux sphériques.

D'après Leydig (110), ces quatre cellules seraient des cellules nerveuses ; je crois, au contraire, que ce sont là les corps cellulaires de quatre muscles longitudinaux.

Deux autres muscles ont un corps cellulaire fusiforme situé à une faible distance de l'extrémité postérieure du pied.

Les différents corps cellulaires dont nous venons de parler (au nombre de six) se continuent respectivement en avant et en arrière dans un prolongement assez fort, qui, accolé à la paroi du corps, s'étend en arrière jusqu'à l'extrémité du pied, et peut se prolonger en avant jusqu'à l'ombelle.

L'observation des phénomènes de contraction, l'absence de connexion directe des prolongements avec le ganglion nerveux central, leur aspect à l'examen avec des objectifs puissants, leur disposition générale, tout, enfin, me porte à croire que les éléments que je viens de décrire sont bien réellement des éléments contractiles, ayant la valeur de fibres musculaires.

Quatre de ces muscles arrivent jusqu'à l'extrémité antérieure de l'animal, et là, se divisent chacun en trois ou quatre branches qui s'étalent dans l'ombelle, y prennent insertion.

Dans toute l'étendue du pied, on rencontre quelques anastomoses constantes entre les divers muscles.

De chaque côté du plan médian, et tout à fait dorsalement, se trouve encore un muscle longitudinal d'un caractère bien particulier. Le corps cellulaire de ce muscle se trouve en avant des autres, immédiatement en arrière de l'intestin terminal. Vers l'extrémité antérieure, le muscle se divise en trois branches dont la plus importante peut encore se subdiviser à son tour. En arrière, ce muscle arrive jusqu'à l'extrémité du pied.

Ces deux muscles dorsaux sont caractérisés par une striation oblique double très analogue à celle qu'Engelman a étudiée dans le muscle postérieur de l'anodonte. Ici aussi, cette striation n'est pas due à une structure comparable à celle des fibres musculaires striées ordinaires; elle paraît plutôt provenir d'un enroulement spiraloïde de fibres très ténues autour de la masse principale du muscle. L'exactitude de cette supposition se démontre par l'impossibilité de mettre au point simultanément les deux striations et par l'aspect denticulé des bords de l'élément musculaire. (Immers. homog. de Zeiss.)

La contraction des muscles longitudinaux amène le raccourcissement de tout l'individu avec formation d'une infinité de petits plis transversaux particulièrement nombreux dans le pied. La contraction des parties distribuées dans l'extrémité antérieure et la tête, referme sur elle-même cette extrémité antérieure étalée en ombelle.

Les muscles circulaires sont très fins et surtout nombreux dans la partie antérieure du tronc. Dans le pied, il n'en existe pas. Il y en a en tout une quinzaine environ.

Appareil vibratil ou *appareil rotateur*. — Situé à l'extrémité antérieure de l'animal, il sert à la locomotion dans le jeune âge.

Plus tard ce même appareil fort développé ne sert plus guère qu'à attirer les particules alimentaires dont l'animal se nourrit.

L'extrémité antérieure de Lacinularia soc. est étalée en forme de disque à peu près circulaire, présentant une échancrure au niveau de la ligne médioventrale. La face supérieure de ce disque ou ombelle, est plane, le bord est creusé d'une gouttière circulaire profonde limitée par une lèvre supérieure faisant saillie sur la lèvre inférieure qu'elle recouvre.

Chaque lèvre est garnie de cils vibratils nombreux, formant ainsi deux bandes ciliées superposées ; la bande supérieure a des cils plus nombreux et plus puissants, lesquels sont implantés dans une zone chitineuse à striation oblique nette.

Cette disposition explique l'aspect de l'appareil vibratil vu par au-dessus ou par en dessous. Dans l'un et l'autre cas, les deux bandes de cils, rapprochées l'une contre l'autre, forment une zone circulaire foncée. Cette zone paraît nettement séparée des cellules (dont elle dépend), par une ligne sombre qui, en réalité, répond au fond de la gouttière qui règne entre les deux bandes ciliées. Correspondant à ces dernières on trouve au fond de la gouttière, deux rangées superposées de grandes cellules claires allongées, limitées du côté opposé par un bord ondulé. Le protoplasme de ces cellules est réticulé, il renferme un noyau avec un nucléole assez gros.

Le nombre dix est constant pour chaque rangée de grandes cellules de l'appareil vibratil. Comme nous l'avons déjà vu précédemment, deux cellules de chaque côté, dans la rangée supérieure, se rattachent à l'appendice céphalique de l'appareil excréteur, par un épais prolongement conique.

Les deux bandes ciliées sont continues, mais sur la face ventrale, elles s'écartent fortement l'une de l'autre, de façon à limiter entre elles les bords de l'ouverture buccale.

Système nerveux et organes de sens. — L'organe nerveux central est un volumineux ganglion dorsalement situé dans la partie tout à fait antérieure de la tête, immédiatement au-dessus du pharynx, entre les deux appendices céphaliques de l'appareil excréteur. Il est surtout visible quand on examine la face supérieure de l'extrémité antérieure; il est formé par un grand nombre de cellules. Il est allongé transversalement et divisé en deux moitiés symétriques, par un sillon dorsal longitudinal.

De ce ganglion partent plusieurs nerfs.

J'ai observé : 1° Un nerf dorsomédian, fournissant à l'organe de sens dorsal ;

2° Deux nerfs dorsolatéraux pour les muscles ;
3° Deux nerfs latéraux pour l'appareil vibratil.

Outre ceux-ci, un quatrième tronc nerveux volumineux se détache du ganglion entre les nerfs 2° et 3° et se dirige vers la partie postérieure du corps; je n'ai pas réussi à en observer exactement la distribution.

Les organes de sens dorsaux sont au nombre de deux chez l'Asplanchna, réunis directement par une commissure tranversale. Chez Lacinularia, au contraire, cet organe est unique, mais semble conserver des traces d'une dualité primitive. Il est situé sur la face dorsale, dans la partie antérieure du corps, là où elle commence à s'élargir. Quatre cellules contribuent à la formation de cet organe; les deux plus superficielles sont relativement grandes, vacuolées et garnies d'une houpe de cils rigides.

Un filet nerveux unique part du ganglion central et aboutit à l'organe de sens en se divisant en deux filets plus grêles, se terminant chacun à l'une des cellules basilaires. Ce nerf se trouve placé entre deux autres qui, dans chaque moitié de la tête, partent du ganglion, et se dirigent vers le bord dorsal de l'appareil rotateur. A mi-distance environ, entre le cerveau et ce bord, ils se divisent en deux branches; l'une latérale plus grosse et plus courte aboutit au grand muscle dorsal. La seconde branche est plus médiane et se termine en se divisant en deux rameaux très courts, dont l'un innerve une cellule de la rangée supérieure de l'organe rotateur, l'autre arrive à une cellule médiane conique, très allongée, dont le sommet est en rapport avec l'organe de sens dorsal. La base de cette cellule allongée répond à l'organe rotateur.

De chaque côté du ganglion central, partent, plus ventralement deux gros nerfs qui se dirigent vers l'extrémité postérieure en se rapprochant de la face dorsale; ils atteignent bientôt l'appareil excréteur et, dès ce moment, il devient presque impossible de les suivre dans leur trajet.

Plus ventralement encore que les précédents, se détachent du cerveau deux nerfs à peu près transversaux ; chacun de ces nerfs arrive, dans la moitié correspondante de la tête, à une petite cellule triangulaire, pourvue d'un noyau ordinaire, à côté duquel, d'une façon constante, se trouve une petite vacuole.

Cette cellule directement reliée au cerveau, doit être une cellule nerveuse ganglionnaire intercalée dans le trajet du nerf. Les ramifications nerveuses sortent de la cellule pour se distribuer périphériquement aux cellules vibratiles.

Nous avons vu précédemment le mode d'innervation des deux cellules dorsales de la rangée supérieure ; en outre, quelques cellules rapprochées de l'orifice buccal sont innervées par des rameaux nerveux spéciaux venant directement du cerveau. Il semble donc que, chez Lacinularia, chaque cellule de l'appareil vibratil soit en rapport avec un ramuscule nerveux spécial. Sous ce rapport, l'analogie avec Asplanchna, serait complète.

Pour terminer cette étude sur Lacinularia socialis, je citerai encore quelques groupes de cellules formant, chez l'adulte, des organes dont la signification ne m'est pas clairement apparue.

Sur les côtés de la partie dorsale des glandes salivaires, se trouvent deux traînées cellulaires convergeant vers la ligne médio-dorsale.

Au niveau de l'extrémité postérieure du vitellogène, symétriquement de chaque côté de la face ventrale et dans un plan très superficiel, on observe toujours la présence de deux petites traînées cellulaires, se dirigeant en arrière, en se rapprochant de la ligne médio-ventrale.

Cette série de cellules unies les unes aux autres paraît n'avoir aucun rapport avec les appareils voisins. Les cellules, au nombre de quatre ou cinq de chaque côté, sont toujours peu volumineuses et de plus en plus petites à mesure qu'elles sont postérieures.

Si on examine Lacinularia par la face ventrale, on remarque, sous le bord inférieur de l'ouverture buccale, une gouttière large et peu profonde qui s'étend dans le sens antéro-postérieur jusqu'au niveau correspondant à celui des mandibules. En ce point, la gouttière s'élargit et se termine bientôt par une sorte de petit cul-de-sac. L'ensemble, gouttière et cul-de-sac, est couvert de cils vibratils courts. L'élargissement postérieur de la goutière se fait de telle façon que, de face, elle paraît venir s'ouvrir dans une petite fosse ovalaire à grand axe transversal. Le fond du cul-de-sac répond à un organe tout à fait superficiel ayant la forme d'un cube aplati, qui se continue en arrière dans deux prolongements assez longs. Ces derniers se réunissent à des éléments de la substance conjonctive.

Cet organe ventral est formé de protoplasme polynucléé, sans limites cellulaires visibles; les noyaux y sont répartis symétriquement, au nombre de cinq.

Comme on a pu le voir, les pages qui précèdent sont le résultat d'une étude purement objective, et il serait au moins prématuré de vouloir en tirer l'une ou l'autre conclusion générale.

Il faut considérer ce mémoire comme le début d'un travail qui, étendu aux diverses familles de Rotateurs et accompagné de l'étude du développement de quelques formes, permettrait seulement alors des conclusions importantes et sérieuses en ce qui concerne l'ontogénie et la phylogénie des diverses formes de ce groupe.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE XXV. — *Asplanchna.*

Fig. 1. Asplanchna ♀ vue de profil. Le système nerveux est teinté en jaune, le système musculaire en rose.

G. c.	Ganglion cérébral.
O. s. d.	Organe de sens dorsal.
Es.	Estomac.
V.	Vitellogène.
Ov.	Ovaire proprement dit.
O. s. v.	Organe de sens ventral.
O. b.	Orifice buccal.
t. c.	tissu conjonctif.
N.	Nerf principal.
G. s.	Glande salivaire.

Fig. 2. Tête d'Asplanchna vue par au-dessus, pour démontrer l'innervation des cellules de l'appareil vibratil. Le système nerveux en jaune. Le système musculaire en rose.

M. Mandibules aperçus dans la profondeur.

N. Le grand nerf principal qui contourne l'insertion du grand muscle latéral, puis se dirige vers l'extrémité postérieure du corps (voir fig. 1).

X. Deux cellules nerveuses unies d'une part au ganglion cérébral, d'autre à la grande cellule ganglionnaire de laquelle part le nerf principal.

Fig. 3. Vue du pharynx évaginé, de face.

M. Cellules contractiles.

m. Petits filaments musculaires pour les mandibules.

A. Appendices latéraux du pharynx après l'évagination.

Fig. 4. Pharynx évaginé vu de profil, même grossissement, mais chez un individu plus jeune que celui de la figure précédente.

Fig. 5. Un organe terminal de l'appareil excréteur, à un très fort grossissement.

Fig. 6 et 7. Deux œufs d'hiver. Celui de la fig. 6 a atteint tout son développement. Celui de la fig. 7 est beaucoup plus jeune et provient d'une femelle qui portait, outre cet œuf, un embryon ayant atteint un degré avancé de son développement.

Fig. 8. Un spermatophore avec spermatozoïdes.

PLANCHE XXVI.

Fig. 9. Appareil sexuel mâle.
c. ç. Cellule conjonctive qui n'est pas représentée dans la fig. 1.
E. L'estomac esquissé.
T. Testicule.

Fig. 10. *Lacinularia socialis.* Vue générale de face.
O. b. Ouverture buccale.
A. c. Appendices céphaliques de l'appareil excréteur.
X. Point où se fait la bifurcation antérieure de l'appareil excréteur.
O. v. Organe ventral.
G. s. Glande salivaire.
V. Vitellogène.
O. Œuf en voie de formation.
I. t. Intestin terminal.
A. e. Appareil excréteur.
M. Mandibules.
D.P. Dilatation latérale du pharynx.
C. M. Cellules musculaires.
G.m. Glande muqueuse.
T. c. Traînées cellulaires superficielles, de signification inconnue.
C. m. c. Corps cellulaires des deux muscles à double striation oblique.

Fig. 11. Tête de Lacinularia vue par au-dessus. Le système nerveux est teinté en jaune et les muscles en rose.
G. c. Ganglion cérébral.
C. t. Cellules nerveuses triangulaires, d'une part unies directement au ganglion cérébral, et fournissant, d'autre part, quelques ramifications nerveuses pour des cellules de l'appareil vibratil.

A. c. Appendice céphalique de l'appareil excréteur, réuni à l'appareil vibratil par deux prolongements protoplasmiques épais *p* et *p'*.

Fig. 12. Coupe frontale dans le tronc de Lacinularia, montrant nettement la situation et les rapports de l'ovaire proprement dit.

Ov. Ovaire.

V. Vitellogène.

T. Tube digestif.

G. s. Glandes salivaires.

E. Appareil excréteur qui a été atteint d'un côté seulement.

O. Un œuf en voie de formation.

Fig. 13. Lacinularia socialis; exemplaire très jeune — (forme soi-disant larvaire). Vue de profil.

O. b. Ouverture buccale.

BOUND DEC 1974

3 2044 093 335 222

Date Due